Rev. Écol. Biol. Sol, 1975, **12** (3): 591-626.

Étude de l'atmosphère du sol. Éléments de comparaison et signification écologique de l'atmosphère d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzolique

PAR

Bruno VERDIER

Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy

INTRODUCTION

La connaissance de l'évolution spatio-temporelle de l'atmosphère d'un volume donné de sol est une source d'informations d'ordre écologique et microbiologique.

Elle doit permettre d'affiner l'étude des relations écologiques entre la faune du sol et les gaz respiratoires (oxygène et gaz carbonique). Quelques approches ont été faites par MOURSI (1962) et JOOSSE (1968) sur des Collemboles (Insectes, Apterygotes), par KLINGLER (1959) sur des Collemboles et des Nématodes, SCHREVEN (1972) sur des populations bactériennes... Pour certains auteurs, considérer simplement les proportions des gaz respiratoires ne permet pas d'approfondir une étude écologique. CANNON (1922), cité par MARTIN (1968) signale que la disponibilité en oxygène est plus importante pour les organismes que la pression partielle de ce gaz. ENCKEL (1968) considère que cette disponibilité est un paramètre écologique plus important que la quantité d'oxygène elle-même. Il y a là une analogie formelle avec le « concept » de disponibilité en eau étendu à la faune du sol par VANNIER (1970). MADSEN (1968) montre en milieu aqueux, une corrélation qualitative entre les besoins en oxygène des nymphes de deux espèces de Plécoptères et les conditions d'oxygénation de leur habitat. Il apparaît nécessaire d'associer à la recherche écologique, une recherche physiologique des seuils d'affinité pour une espèce déterminée. Par exemple, les problèmes liés à l'effet attractif des milieux

confinés pour de nombreux Arthropodes (CHERNOVA, BYZOVA et CHERNEVA, 1971) peuvent trouver des éléments de réponse à partir d'un modèle mathématique appuyé sur des données physiologiques, comme celui élaboré par BROCAS et CHERRUAULT (1973).

La composition de l'atmosphère du sol rend compte de l'activité biologique globale qui s'y développe, somme des activités propres à chaque groupe trophique : bactéries et champignons, animaux saprophages et prédateurs. La majeure partie de cette activité est d'origine microbienne ; CLARK (1967), cité par WIEGERT et al. (1970), indique que 20 % seulement de la population bactérienne est métaboliquement active au même moment. D'autre part, la respiration des racines semble intervenir de façon très variable dans la respiration totale du sol. BILLÈS (1971) retient deux hypothèses d'après la bibliographie : l'hypothèse basse où 30 % seulement de la respiration serait d'origine microbienne et l'hypothèse haute qui lui attribue 70 %. SCHWARTZ (1973) mentionne l'effet de la production racinaire dans l'évolution des teneurs en CO_2 à — 10 et — 20 cm. MINDERMAN et VULTO (1973) estiment que les productions de CO_2 en été proviennent pour les 2/3 des racines contre 1/3 à 1/2 en hiver.

La part de la faune dans ce bilan respiratoire semble mineure si on considère sa biomasse qui représente 10 à 15 % de la biomasse des micro-organismes (WIEGERT, COLEMAN et ODUM, 1970). Il resterait à démontrer que la faune peut avoir un effet modérateur sur la croissance des populations microbiennes et fongiques.

Connaître la dynamique des gaz respiratoires dans le sol est une condition nécessaire mais non suffisante pour en estimer l'activité biologique *in situ*. Ces gaz obéissent tous et de façon indépendante aux lois de diffusion (lois de Fick). De plus, le sol saturé ou non, est considéré comme un corps poreux dont la thermodynamique est particulière (VANNIER, 1972) ; il est essentiel de préciser pour chaque sol et pour chaque état hydrique les éléments de la loi de diffusion. Pour l'interprétation des teneurs en dioxyde de carbone, il importe également de connaître la réactivité chimique de ce gaz avec le milieu étudié. Le travail présent illustre cette exigence.

DE JONG et SCHAPPERT (1971) proposent de calculer l'activité respiratoire d'un sol à partir du profil de CO_2 et du coefficient de diffusion Ds, co_2 de ce gaz dans le sol. RANEY (1949) détermine le coefficient de diffusion de l'oxygène à partir de la mesure des pressions partielles *in situ*. Pour des sols très humides, LETEY et STOLZY (1964), LEMON et ERICKSON (1952), calculent le flux d'oxygène dans le sol grâce à une électrode de platine : la technique repose sur la réduction de O_2 dissout sur la surface d'une cathode en Pt. La vitesse de réduction est un indice de disponibilité en O_2. On trouvera une critique de cette méthode dans MARTIN (1968). Remarquons que l'extrapolation de ces coefficients mesurés localement à tout le sol, implique l'hypothèse d'un sol homogène, ce qui se vérifie rarement *.

La plupart des techniques utilisées pour déterminer l'activité biologique d'un sol, donnent une estimation globale de la production de CO_2 ou de la consommation d'O_2. Les résultats sont indiqués soit en volume de gaz par unité

* La détermination des coefficients de diffusion dans le sol et les milieux poreux, fait l'objet d'une importante littérature dont nous citons quelques éléments dans la bibliographie.

de surface et par unité de temps (dégagement de CO_2 sous cloche : technique de Koepf revue par BILLÈS (1971), CHAPMAN (1971), ...), soit en volume de gaz par unité de masse et par unité de temps (techniques respirométriques bien développées aujourd'hui : SWABY et BEVERLY (1953), CHASE et GRAY (1956), BIRCH et MELVILLE (1969), ELKAN et MOORE (1962), ...)

L'exploitation écologique de ces estimations est d'autant plus hasardeuse que la faune étudiée est de petite taille : l'activité respiratoire d'un sol n'est pas homogène (HACK, 1956), et il importe de connaître l'activité biologique locale par d'autres méthodes.

*
**

L'étude de la dynamique des gaz respiratoires pose des exigences méthodologiques. La mise en place d'un système de prélèvement de gaz ne doit pas modifier les paramètres physiques de l'aération du sol ; or, la mise en place d'une chambre de diffusion, par exemple, introduit un espace libre artificiel qui engendre une activité exploratrice accrue de la faune locale. En toute rigueur, la perturbation de l'équilibre biologique amène à respecter un délai de plusieurs semaines avant de considérer l'installation fonctionnelle (VILAIN et DRUELLE, 1967). D'autre part, le volume de gaz prélevé doit être représentatif de l'atmosphère locale autour du système de prélèvement. HACK (1956) montre de grandes variations dans les teneurs en CO_2 et O_2 selon la taille des prélèvements et leur mode : seringues ou tubes placés dans le sol. Plus l'échantillon est petit, plus l'hétérogénéité de l'atmosphère apparaît et plus la mesure se fait à l'échelle de la micro-faune du sol.

Le retrait d'une importante quantité de gaz provoque un flux de convection vers la zone de prélèvement. A faible profondeur, cette aération forcée risque de dénaturer l'échantillon.

L'utilisation de plus en plus répandue de la chromatographie en phase gazeuse, incite de nombreux chercheurs à utiliser des techniques de prélèvement de petits volumes ($\leqslant$ 1 ml) : YAMAGUCHI, HOWARD et HUGHES (1962), VILAIN et DRUELLE (1967), TACKET (1968), DE CAMARGO, GROHMANN et SALATI (1974). Malgré la précision des résultats obtenus et les faibles quantités de gaz nécessaires, on peut reprocher à cette méthode son coût qui l'interdit à de nombreux chercheurs. En contre-partie, ceux-ci se voient contraints d'augmenter la taille de l'échantillon et surtout, de dissocier la mesure du CO_2 de celle de l'O_2. L'association de ces mesures indépendantes serait pour le moins critiquable. L'oxygène est fréquemment analysé au 'Beckman Oxygen Analyser' (RANEY, 1950 ; TAYLOR, 1949 et ABRAHAMS, 1953, VAN BAVEL, 1965) ; le gaz carbonique est généralement analysé par absorption (GAWLIK, 1968) ou par l'utilisation du principe de conductivité thermique (VAN BAVEL, 1965 ; TAYLOR et ABRAHAMS, 1953). BACHELIER (1968) utilise une technique originale : l'air, prélevé à partir de tubes en cuivre placés à différentes profondeurs, passe en quantité connue (de 100 ml à 1 l) dans un tube réactif gradué. Le changement de couleur du réactif permet de repérer sur l'échelle la quantité de CO_2 présente dans l'échantillon (à partir de 0,03 %). Actuellement, la société Dräger qui fabrique ce matériel, dispose d'une gamme très étendue de réactifs, dont une série pour l'oxygène.

Quelques auteurs utilisent les méthodes électrométriques. Celles-ci permettent la mesure en continu du CO_2 et de l'O_2 mais elles sont peu maniables et ne répondent pas aux critères de choix que nous nous sommes donnés. Ces méthodes pouvant être utiles à d'autres chercheurs, nous citons quelques références bibliographiques intéressantes.

I. — TECHNIQUE DE PRÉLÈVEMENT ET D'ANALYSE DES GAZ

L'encombrement ou la géométrie de tous les systèmes de prélèvements que nous connaissons ne permet pas l'étude des gaz dans d'autres milieux que le sol. La technique que nous proposons rend possible l'exploration d'un grand nombre de milieux gazeux sans en modifier sensiblement la structure, ce qui permet, entre autres avantages, de prélever le mélange gazeux aussitôt la mise en place du dispositif.

Hack (1956) est le premier à utiliser des aiguilles hypodermiques pour prélever à faible profondeur dans le sol. Yamaguchi et coll. (1962), Tackett (1968), De Camargo et coll. (1974) décrivent des sondes capillaires dont l'utilisation n'est pas des plus simples. Il importe que le système retenu permette des prélèvements successifs en un point donné du sol. Quel que soit le niveau prospecté, il faut éviter tout problème de maintenance du dispositif en place, la manipulatoin risquant de former autour de celui-ci un couloir d'aération d'autant plus efficient que l'on prospecte à faible profondeur.

Le dispositif imaginé, en associant un cathéter de polyéthylène à une fine aiguille hypodermique, lève ces quelques difficultés.

A. — PARTIE FIXE DU SYSTÈME.

Les aiguilles à monture métallique ne peuvent convenir pour la préparation du matériel. Il existe maintenant toute une gamme d'aiguilles à monture plastique. En séparant par un léger chauffage le cône plastique de l'aiguille, on obtient un ensemble constitué de l'axe métallique et du manchon conique de colle qui fixait l'axe à la monture plastique. L'intérêt de ce manchon est de permettre une meilleure stabilité de l'aiguille en place. Sur cet ensemble est fixé un cathéter très souple en polyéthylène chimiquement neutre, (type N° 1, diam. int. de 0,30 mm, diam. ext. 0,70 mm et dont la longueur est fonction des besoins de l'opérateur. Le volume mort du système est d'environ 7 µl pour un cathéter de 10 cm de longueur ; pour un prélèvement de 0,5 cc, cela représente 1/70e du volume total. Cette part relative étant petite, il n'importe pas de la prendre en considération pour la qualité de la mesure.

Avant la mise en place de l'ensemble dans le milieu prospecté, on introduit dans la lumière du cathéter et de l'aiguille un fin fil de cuivre afin d'éviter toute obstruction. L'insertion de l'aiguille se fait doucement. On retire ensuite le mandrin de cuivre tout en tenant le cathéter (l'aiguille ne doit pas bouger). Enfin, le tube de polyéthylène est fermé soit à la flamme, soit avec une punaise fine légèrement graissée (Fig. 1, a).

B. — PRÉLÈVEMENT ET TRAITEMENT DE L'ÉCHANTILLON.

1. **Prélèvement du gaz.**

Il se fait à l'aide d'une seringue tuberculine de 1 ml en polypropylène sur laquelle est montée une aiguille fine. Cette aiguille s'emboîte de façon parfaitement étanche sur le cathéter en place. Avant le prélèvement, chaque seringue est remplie d'un peu de mercure afin de supprimer le volume mort constitué par le cône de la seringue et la monture plastique de l'aiguille. Pour ne pas perturber l'atmosphère au point de ponction, il faut opérer très doucement. Le faible gradient de

pression créé entraîne le déplacement progressif des masses d'air voisines. On prélève à l'horizontale. Il suffit ensuite de placer la seringue verticalement pour que le mercure vienne isoler l'air prélevé de l'extérieur. Le système de prélèvement est dissocié du cathéter puis, repoussant doucement le piston, on fait sortir un peu de mercure (récupéré), la seringue est plantée dans un bouchon souple. Le cathéter est rebouché (fig. 1 b).

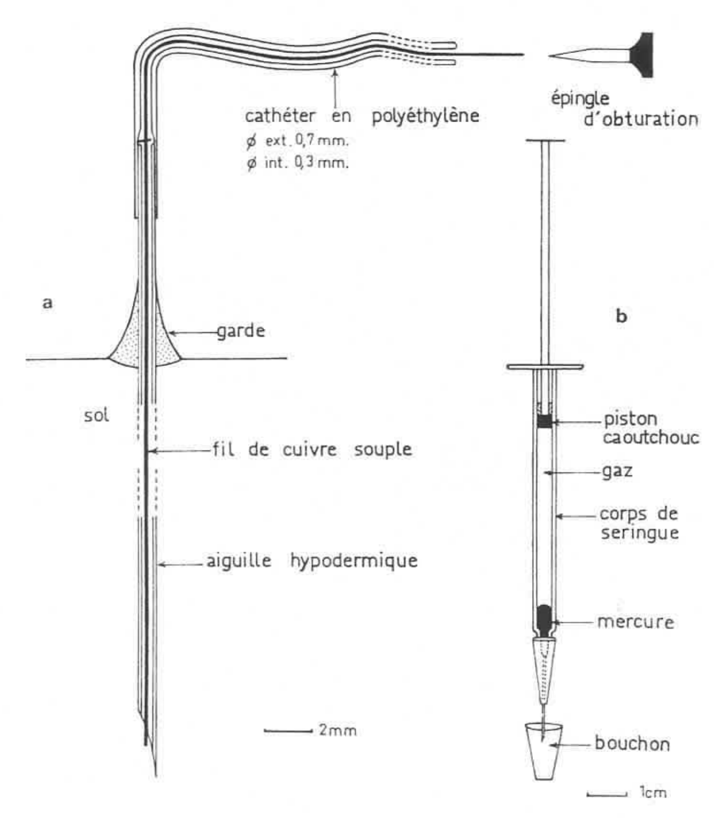


FIG. 1. — Sonde pour le prélèvement des gaz.

2. Conservation de l'échantillon.

La conservation des échantillons est délicate. Tous les auteurs reconnaissent que la conservation en seringue est médiocre. Au bout de quelques heures, pour peu que les teneurs des gaz prélevés diffèrent sensiblement des teneurs atmosphériques (milieux confinés), l'atmosphère de l'échantillon a évolué. Les seringues en polypropylène sont d'une manipulation facile mais présentent une diffusibilité non négligeable pour l'oxygène (*). La conservation est améliorée en utilisant des seringues en verre à piston en caoutchouc. Le doute subsistant dès que le temps de conservation exigé dépasse quelques heures, une manipulation supplémentaire résoud très efficacement ce problème. Dès le prélèvement effectué, l'échantillon gazeux est transféré de la seringue dans une pipette en verre ; le gaz se trouve emprisonné entre deux index de mercure (fig. 2). L'analyse peut se faire directement à partir de la pipette.

* De plus la qualité de la conservation d'un gaz en seringue plastique dépend de son humidité. Plus son humidité relative est élevée, plus la conservation est mauvaise (O. NELSON, 1973).

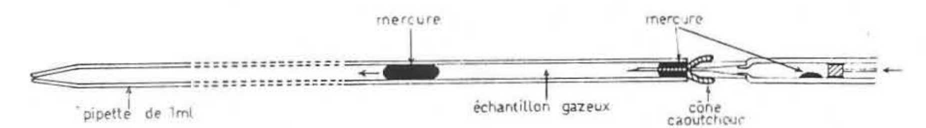


FIG. 2. — Transfert du gaz dans une pipette pour sa conservation.

C. — ANALYSE.

1. Principe.

La détermination des pourcentages de gaz carbonique et d'oxygène se fait par le « Scholander 0,5 cc Gaz Analyser » (SCHOLANDER, 1947) dont nous résumons ici le principe.

Un volume quelconque (V) de gaz est introduit au moyen de la seringue ou de la pipette dans une chambre de mesure. Un volume de mercure équivalent est déplacé grâce à une burette micrométrique. Ce volume d'air est séparé d'une chambre de compensation (thermobaromètre) par un index de liquide se déplaçant dans un capillaire de liaison sous l'effet du micromètre ou de l'absorption des gaz. Les réservoirs de liquide absorbant (solution potassique à 11 % pour le CO_2 et solution alcaline d'anthraquinone-β-sulfonate de sodium pour l'O_2) sont reliés à la chambre de mesure selon le principe des vases communiquants. Chaque absorbant est isolé de la chambre de mesure par un pont de mercure ; l'ensemble, basculant, permet de faire rentrer l'absorbant choisi sans modifier le volume total de liquide dans la chambre de mesure.

L'absorption du gaz est compensée par une quantité équivalente de mercure délivrée par la burette micrométrique. L'index de liquide est ainsi toujours maintenu à son niveau de référence (le zéro de la mesure).

Les volumes résiduels sont donc lus, après chaque absorption, en divisions micrométriques : ainsi, à V correspond une valeur N_0, à $V\text{-}V_{CO_2}$ correspond N_1 à $V\text{-}V_{CO_2}\text{-}V_{O_2}$ correspond N_2.

On détermine directement les pourcentages de gaz secs :

$$\% CO_2 = \frac{N_0 - N_1}{N_0}$$

$$\% O_2 = \frac{N_1 - N_2}{N_0}$$

Par différence, on connaît la teneur en azote et gaz complémentaires.

2. Manipulation pour l'analyse.

Afin d'éviter tout risque de pollution, nous avons limité au maximum les manipulations. L'échantillon prélevé passe directement de la pipette ou de la seringue à la chambre de mesure. Avec un peu d'habitude, on synchronise parfaitement la pression exercée sur le piston pour chasser le gaz et le mouvement du piston de la burette micrométrique de telle sorte que tout le gaz prélevé peut être analysé (fig. 3).

Pour un manipulateur expérimenté, l'opération ne dure pas plus de six minutes ; le volume introduit peut être tel que l'on puisse lire directement sur le Palmer les résultats en pourcentage de gaz.

La précision obtenue pour des prélèvements de 0,4 cc est de ± 1,5/10 000e pour l'appareil d'origine. Avec quelques modifications de structure et l'utilisation d'un micromètre plus précis, la précision est supérieure au 10 000e.

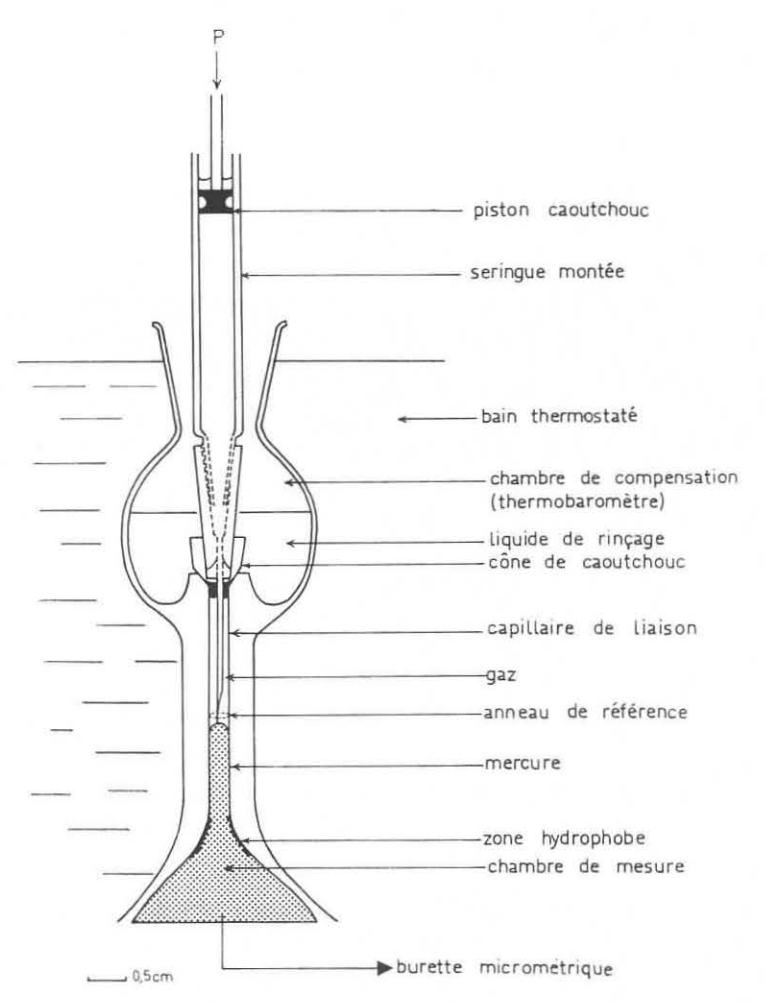


FIG. 3. — Détail du transfert de gaz.

D. — CONCLUSIONS.

La technique de prélèvement que nous avons mise au point nous permet de prospecter un grand nombre de milieux qui intéressent la faune du sol. La souplesse des cathéters en polyéthylène autorise la prospection dans les anfractuosités des roches, sous les souches...

La finesse et la taille des aiguilles permettent d'accéder aux horizons peu profonds des sols ; et tout milieu fermé peut être pénétré.

Pour donner une illustration un peu plus originale, nous avons suivi la dynamique de l'atmosphère des cavités internes d'une Ombellifère *(Heracleum)* à différents niveaux : base, milieu et sommet de l'axe principal ; base des pétioles et ramifications foliaires primaires et secondaires. Ces mesures

ont mis en évidence une dissymétrie dans l'évolution nycthémérale du dioxyde de carbone entre l'axe principal et les rameaux foliaires. Les résultats de cette étude n'ont pas encore fait l'objet d'une publication.

II. — APPLICATIONS A L'ÉTUDE DES RELATIONS SOL-ATMOSPHÈRE

A. — NATURE DU MATÉRIEL ÉTUDIÉ.

Pour certaines expériences, nous avons cherché à comparer deux sols très bien connus de notre région : un sol brun calcaire forestier et un sol lessivé, faiblement podzolique à pseudogley (qui nous intéressera dans la deuxième série d'expériences). Ces sols ont fait l'objet d'études pédologiques (BACHELIER) et microbiologiques (BAUZON), très complètes : BAUZON, ROUILLER, BACHELIER, 1967. Nous indiquons simplement les résultats qui concernent notre travail.

1. **Données pédologiques.**

a) SOL BRUN CALCAIRE.

Ce sol est très riche en calcaire actif et le complexe absorbant est complètement saturé en Ca^{++}. Cette abondance de calcaire actif contribue à la formation d'agrégats très stables dont les colloïdes sont énergiquement floculés. La texture est limono-argileuse à forte porosité. Le pH est légèrement basique (7,6 en surface). On note également l'absence de litière.

b) SOL LESSIVÉ PODZOLIQUE.

Le complexe absorbant de ce sol est faiblement saturé (15 %) et on relève fort peu de calcium échangeable. La texture est essentiellement limoneuse ; la porosité est également élevée. Ce sol s'engorge de décembre à mai, ce qui détermine l'évolution acide des matières organiques. Une litière épaisse de 1 à 2 cm recouvre un horizon humifère très organique.

c) CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES ESSENTIELLES.

Le tableau suivant présente ces données.

	pH	C %	N ‰	C/N	$CaCO_3$	Bases échangeables (mé/100g)			
						Ca	Mg	K	Na
Sol brun calcaire....	7,6	4,7	4	12	17,4	56,3	1	0,8	0,4
Sol lessivé podzolique..............	3,7	12,2	4,9	25	—	3	0,6	0,4	0,09

2. **Données microbiologiques.**

L'estimation de l'activité biologique d'un sol peut être obtenue par plusieurs méthodes. HOWARD (1972) indique cependant que la mesure de cette activité ne peut être obtenue par une seule méthode comme l'activité déshydrogénasique *

* Les déshydrogénases sont des enzymes catalysant le transfert de l'hydrogène d'un substrat oxydable (matière organique par exemple), soit sur l'oxygène, soit sur un autre accepteur d'hydrogène

ou la production de CO_2 et qu'il y a lieu d'associer entre elles les différentes informations. L'activité comparée des deux sols étudiés apparaît dans le tableau suivant où sont présentées les caractéristiques enzymatiques et respirométriques. La microflore totale est indiquée pour compléter ces données.

	Enzymes : Saccharase	Amylase	Activité déshydrogénasique	$mgCO_2/g$ sol/7j	Microflore totale/g de C
Sol brun...........	446	39	104	4	4.080.000
Sol podzolique......	49	31	23	2	430

— L'unité enzymatique est la quantité d'enzyme nécessaire à la catalyse de la transformation d'une µM de substrat par minute. Ici, en 10^{-3} µM/min/g de sol.

— L'activité déshydrogénasique est exprimée en $\mu lH_2/24$ h par g de sol.

— La microflore totale est exprimée en milliers de microorganismes par gramme de sol sec à l'air.

Ces différents résultats expriment une activité biologique réduite pour le sol lessivé podzolique, tandis que le sol brun calcaire est très actif. Cette observation est en accord avec les valeurs indiquées précédemment pour le rapport C/N. Celui-ci est élevé pour le podzol (24) et caractérise une matière organique à faible vitesse de décomposition, avec accumulation de litière. Pour le sol brun, le rapport plus faible (12) indique un mull biologiquement actif à litière rapidement décomposée.

En résumé, les éléments d'opposition qui nous intéressent sont :

— sol acide non tamponné et sol légèrement alcalin, tamponné ;

— sol sans calcaire et sol très calcaire ;

— sol biologiquement peu actif et sol très actif.

B. — EFFET DE REMOUILLAGE SUR UN SOL BRUN CALCAIRE DIFFÉREMMENT TRAITÉ.

De nombreux auteurs ont étudié en détail les effets de l'humidité du sol sur l'activité biologique. Nous signalons pour référence ANDERSON (1973), SCOT, HILLIER et BILLINGS (1970), BURGES (1952), WIANT (1967), GAWLIK (1968), ROSS et BOYD (1970)... Par contre, peu se sont intéressés aux phénomènes concernant les faibles humidités. Le travail de DOMMERGUES (1962) aura permis de préciser le pF limite de démarrage de l'activité biologique des différents groupements de microorganismes. Un autre aspect liant les problèmes de l'eau et de l'activité du sol a été abordé par BACHELIER (1968). Son travail sur la minéralisation du carbone dans les sols a permis de bien mettre en évidence que le séchage d'un sol augmente la quantité de carbone immédiatement minéralisable. Ce carbone

naturel ou introduit artificiellement dans le milieu comme le chlorure de 2,3,5-triphényltétrazolium (TTC) qui est réduit en triphénylformazan (TPF). En aérobiose, le TTC remplace totalement l'O_2 et l'intensité de sa réduction mesure l'activité déshydrogénasique du sol. Cette méthode mesure globalement l'activité respiratoire et montre une bonne corrélation avec la consommation d'oxygène (tiré de DOMMERGUES et MANGENOT (1970)).

d'origine organique se minéralise d'autant plus facilement que le degré d'oxydation des molécules organiques est élevé. Cette oxydation peut être abiotique en saison sèche. La réhumidification de ces sols entraîne une forte minéralisation des éléments les plus oxydés ; ce qui s'exprime par un quotient respiratoire élevé pendant les premiers temps. Le QR diminue ensuite par épuisement du stock et remonte ensuite progressivement avec la reprise normale de la chaîne de bio-dégradation.

Nous avons cherché à retrouver ces résultats au niveau de l'atmosphère interne d'échantillons séchés puis remouillés au laboratoire.

1. Préparation des échantillons.

Nous disposions d'une réserve de sol brun calcaire séché à l'air libre depuis plusieurs mois. Une fraction en a été tamisée ($\leqslant$ 2 mm).

De ce sol, nous avons fait trois lots :

— Une partie conservée à l'air libre ; HR # 50 %.

— Une partie conservée sur silicagel pendant 10 jours ; HR # 0 %.

— Une partie séchée 16 h. à 105° C, puis conservée sur silicagel.

Il a été constitué deux échantillons par lot. Les sols ont été placés dans de petits cylindres de 5 cm de hauteur et de 5 cm de diamètre ; un grille est sertie à l'une des ouvertures. Ces cylindres ont été posés ensuite dans une large cuvette où la hauteur d'eau était constamment maintenue à 1 cm. Chaque échantillon s'est ainsi remouillé par simple capillarité (Nous avons utilisé de l'eau de pluie à pH : 6,7).

Une sonde pour le prélèvement des gaz était préalablement placée au cœur de l'échantillon.

— Observation synchrone de l'activité microbiologique.

De chaque lot, nous avons fait deux cultures : 1 gramme de sol sec finement broyé dans 40 cc d'eau de pluie. Au moment de l'observation, et simultanément, était prélevée une goutte de chaque culture. L'observation comparative des germes vivants s'est faite sous microscope. Les écarts relatifs intra et inter-échantillons ont pu être estimés avec une bonne sécurité étant donnée l'amplitude des développements en cours.

2. Résultats.

a) Courbes de remouillage (Fig. 4).

Il faut remarquer que pour les trois séries de sol se produit un dégagement très net de gaz carbonique dans les premières minutes qui suivent le remouillage. Celui-ci apparaît légèrement exothermique. D'autre part cette production est nettement hiérarchisée ; le sol chauffé à 105° C présente le maximum de CO_2. Enfin, la diminution du pourcentage d'oxygène dans l'atmosphère des échantillons, surtout pour le sol chauffé à 105° C, ne compense pas la production de CO_2. Le système n'est pas en équilibre et les processus de diffusion sont doublés d'un processus de production de CO_2 sans absorption équivalente d'O_2 ; il s'ensuit un déséquilibre dans les transferts de matière qui ne s'annule que progressivement.

On remarquera également que les teneurs en oxygène varient de façon incohérente, alors que les niveaux de gaz carbonique se stabilisent assez vite. Après quelques heures, les teneurs en CO_2 se confondent pour les lots séchés à 105° C et à température ambiante tandis que les teneurs dans les lots séchés sur silicagel sont supérieures. Les teneurs en O_2 au même moment indiquent des valeurs intermédiaires pour le lot « ambiant », ce que confirme l'observation faite au microscope des germes vivant en solution : l'activité est très

faible pour le lot passé à 105° C et légèrement plus forte et semblable pour les lots « silicagel » et « ambiant ».

Il apparaît donc qu'après une intense et labile production de CO_2 non imputable à une activité microbiologique, celle-ci ne démarre que très progressivement dans les heures qui suivent le remouillage d'un sol brun calcaire séché.

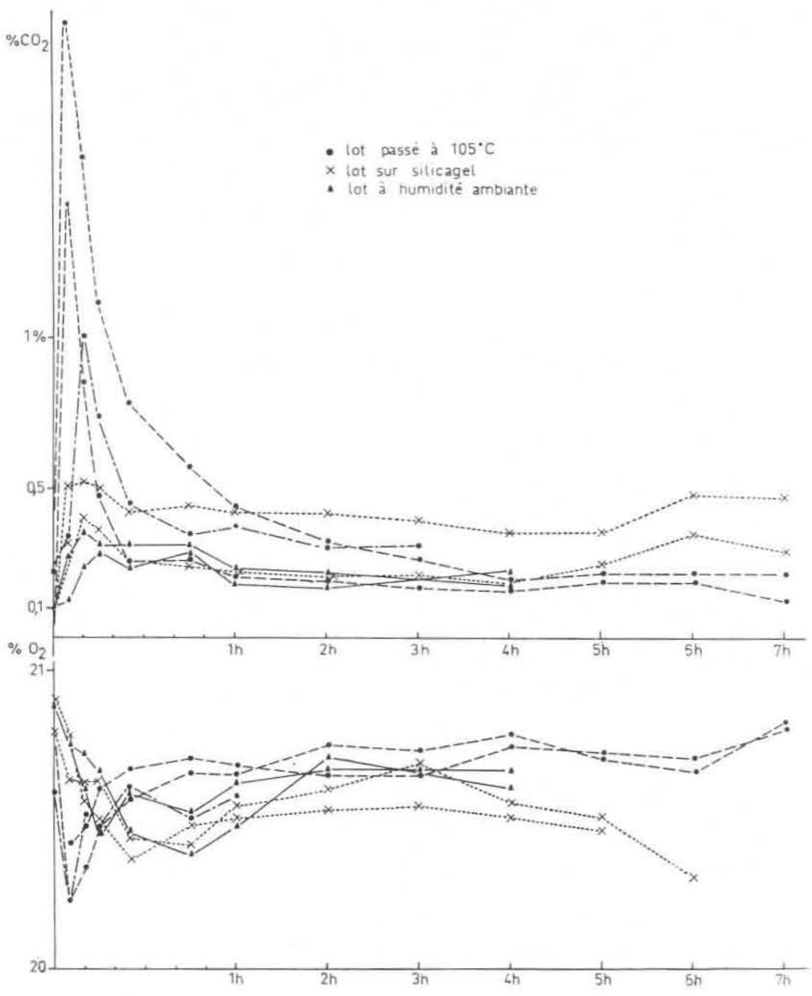


FIG. 4. — Évolution des concentrations en CO_2 et O_2 dans l'atmosphère d'un sol brun calcaire séché, puis remouillé (échelle dilatée de 0 à 1 h.).

b) ÉVOLUTION DE L'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE.

Les échantillons ont été suivis sur une semaine en moyenne. Les mesures faites le second jour révèlent un intense redémarrage de l'activité biologique, spectaculaire pour le sol passé à 105° C. La figure 5 montre l'évolution des teneurs en CO_2 et O_2 dans l'atmosphère des échantillons.

Il faut remarquer encore une fois la stabilité relative des teneurs en CO_2 par rapport à la grande fluctuation des teneurs en O_2. D'autre part, dans le sol passé à 105° C les valeurs de CO_2 baissent progressivement *ainsi que* les valeurs de O_2, ce qui est paradoxal ! Nous tenterons dans la dernière partie de lever cette contradiction.

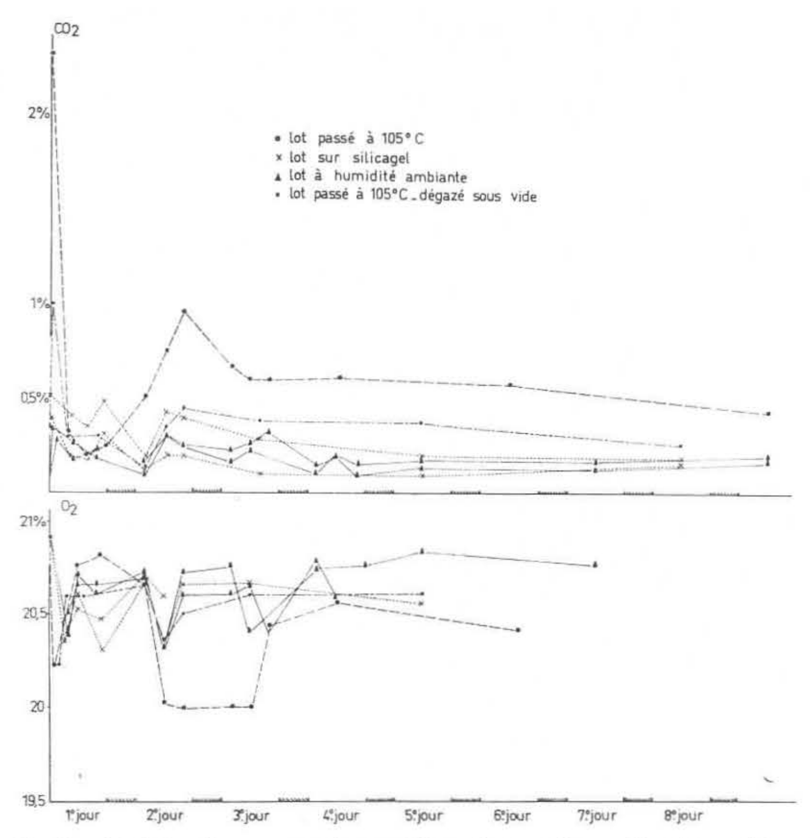


FIG. 5. — Évolution des concentrations en CO_2 et O_2 dans l'atmosphère d'un sol brun calcaire séché, puis remouillé (plusieurs courbes individuelles par lot).

Les observations au microscope confirment la hiérarchie concernant l'activité observée les deuxième et troisième jours :

Les germes microbiens ont une densité très supérieure dans l'eau des culture « 105° C » à celle des cultures « silicagel » et « ambiant ». Les lots « ambiant » étant les moins actifs. Ces observations n'ont pas été poursuivies les jours suivants, les cultures évoluant vers une situation d'anaérobie.

3. Étude du mélange ternaire CO_2 - O_2 - N_2.

A la lecture de ces résultats, le problème s'est posé, de pouvoir relier de manière cohérente l'évolution du CO_2 et de O_2, une chose nous semblant évidente : la stabilité relative des teneurs en CO_2 masque une réalité biologique mouvante.

Avant de poursuivre, nous rappelons la composition normale de l'air atmosphérique propre et sec :

Azote	N_2	78,08 %
Oxygène	O_2	20,95 %
Argon	Ar	0,934 %
Dioxyde de carbone	CO_2	0,033 %
Gaz rares		30 ppm

a) SOMME $CO_2 + O_2$.

Si on suppose que la fixation éventuelle de N_2 par les microorganismes *(Clostridium* et *Azotobacter)* n'est pas sensible dans nos mesures et que le quotient respiratoire est constant, la somme des gaz respiratoires O_2 et CO_2 doit rester stable *. La figure 6 (a et b) montre que cette somme est fluctuante pour les sols, quel que soit leur traitement, et reste comprise entre 21 et 20,7 %.

TAYLOR et ABRAHAMS (1953) observent que des teneurs élevées en gaz carbonique ne coïncident pas forcément avec des faibles teneurs en oxygène ; la somme de ces deux gaz n'apparaît pas du tout constante. Ces observations sont complétées par celles de BOYTON et COMPTON ** qui indiquent que les teneurs en CO_2 fluctuent dans une bande plus étroite que celles de l'oxygène. Nos résultats vont donc dans le même sens. En dehors de ces quelques éléments, BOYCE et MC CALLA (1969), font remarquer qu'on ne voit pas de relations mathématiques simples liant la dynamique de ces trois gaz. Nous pensons que la considération de la somme des pourcentages obtenus pour les différents gaz n'apporte pas d'informations originales.

b) ATMOSPHÈRE, DIFFUSION ET QR D'UN SOL.

Si le sol à partir duquel on effectue les prélèvements gazeux à l'instant t ne subit pas l'action intermittente des facteurs atmosphériques (pluie, vent, échauffement), on peut considérer que l'activité biologique évolue régulièrement et est stable dans le court intervalle « $t \pm \Delta t$ » du prélèvement. D'après cette hypothèse, l'atmosphère du sol est la résultante des processus de diffusion et de la respiration des organismes.

En ne considérant que les déplacements verticaux (sens des échanges sol-air libre), l'activité respiratoire entraîne une diminution des concentrations en O_2 et une augmentation des concentrations en CO_2. L'existence d'un gradient de concentration (ou de pression) entre l'air libre et l'atmosphère d'un volume fini de sol induit les processus de diffusion, base des échanges gazeux entre une unité respiratoire et son milieu environnant.

* La relation existant entre la somme des gaz respiratoires (en % de volume) dans le sol et dans l'air libre peut être tirée des équations de diffusion (p. 606). Dans l'hypothèse d'un QR de 1, le flux d'entrée de l'Oxygène ($\dot{M}o_2$) dans le sol est égal en valeur absolue au flux de sortie du gaz carbonique ($\dot{M}co_2$). On établit facilement que :

$$\frac{Do,co_2}{Do,o_2} \times Cs,co_2 + Cs,o_2 = \frac{Do,co_2}{Do,o_2} \times Co,co_2 + Co,o_2$$

soit numériquement

$$0{,}783 \times Cs,co_2 + Cs,o_2 \# 20{,}93$$

(valeurs moyennes de nos mesures pour l'air humide).

** Cités par BOYCE et MC CALLA (1969).

La thermodynamique * démontre qu'un gaz, de par l'agitation thermique de ses molécules, possède, à une pression P et une température T, un certain niveau énergétique ou potentiel énergétique U que l'on exprime par la relation

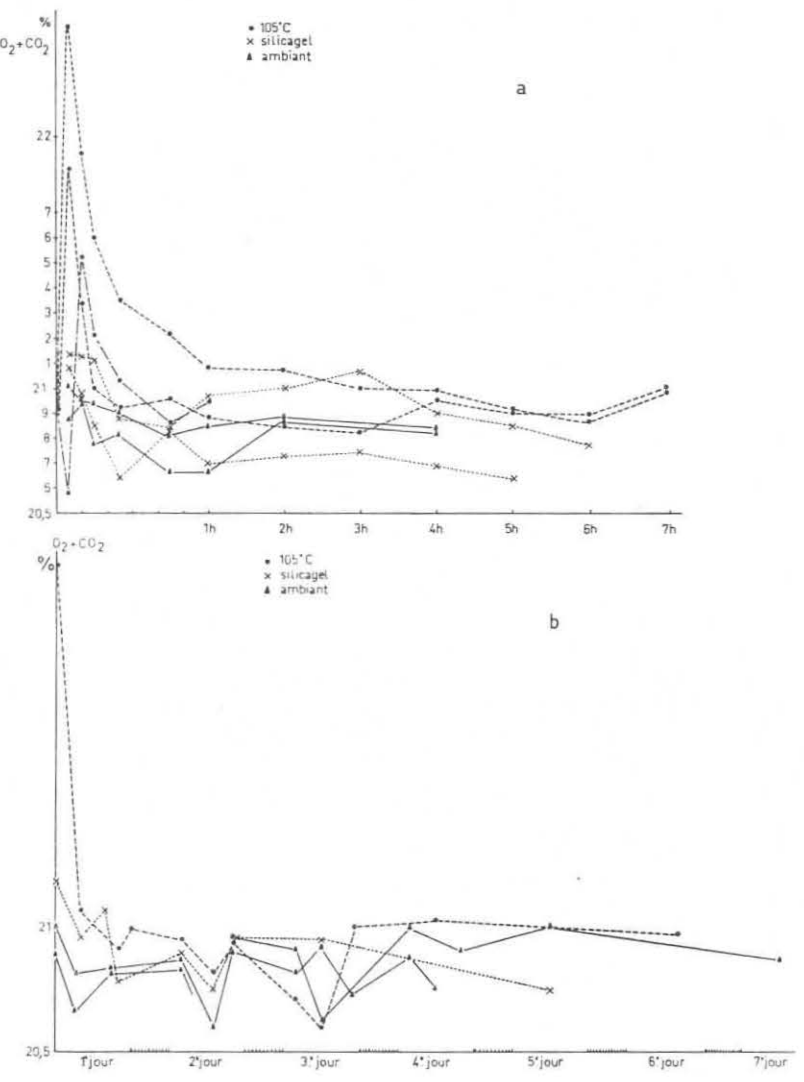


FIG. 6. — Évolution des gaz respiratoires : somme O^2 + CO_2.

U = Uo + RT . LogPi (Pi est la pression partielle de ce gaz). Ainsi le gradient de pression d'un gaz dans le sol fait apparaître une différence de potentiel chimique que la diffusion tend à annuler (état d'équilibre stable).

* Les éléments théoriques sont tirés du livre de KATCHALSKY et CURRAN (1965).

La matière n'étant ni détruite, ni créée dans le système, toute perte ou tout gain dans un volume de surface S correspond à un flux $\dot{M}$ de cette matière au travers de cette surface.

Soit $\vec{Vi}$ la vitesse d'une particule, dS un élément de surface et Ci la concentration du gaz i par unité de volume ; la quantité de substance passant au travers de dS pendant un intervalle de temps dt est $Ci . \vec{Vi} . \vec{dS}$; $\vec{Vi} . \vec{dS}$ définit le volume dV (fig. 7). Le flux total au travers de S s'écrit :

$$\dot{M}_i = \frac{d\dot{M}_i}{dt} = \int_S C_i . \vec{V_i} . \vec{dS}$$

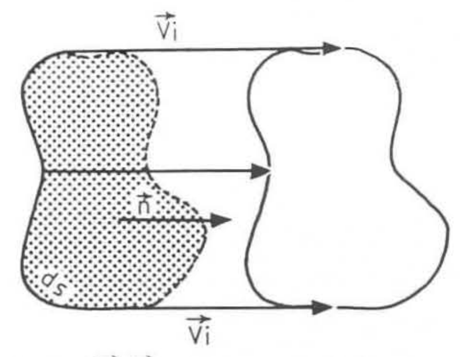


FIG. 7. — $\vec{Vi}. \vec{ds}$ = dV ; flux perpendiculaire à ds.

On démontre que le flux local $\vec{J} = Ci . \vec{Vi}$ s'écrit $-\frac{R . T}{fs} . \vec{Grad}$ Ci, fs étant la force de frottement résultante sur les molécules du gaz. Le flux total est donc :

$$\dot{M}_i = \int_S D . \vec{Grad}\ C_i . \qquad D = -\frac{R . T}{fs}$$

Pour une diffusion normale à la surface $\dot{M}_i = -$ D . S . dCi/dx (1)

D est appelé le coefficient de diffusion du gaz soluté i dans le gaz solvant. En assimilant les molécules à des sphères, on montre que $D = \frac{k . T}{6 . \pi . \eta . r}$ ou il apparaît que D est une fonction croissante de la température T et inversement proportionnelle au coefficient de viscosité η du milieu et au rayon r des molécules. La dimension de ce coefficient est $[D] = [L]^2 . [T]^{-1}$, exprimée généralement en $cm^2 . s^{-1}$. Le tableau suivant donne les valeurs des coefficients de diffusion Do pour O_2 et CO_2 dans l'air et dans l'eau.

	Air	Eau
Viscosité (poise)	$1{,}83.10^{-4}$ p. à 18° C	10^{-2} p. à 20° C
Do_{o_2}	0,178 cm^2s^{-1} à 0° C	2.01 10^{-5} cm^2s^{-1} à 20° C
Do_{co_2}	0,139 cm^2s^{-1} à 0° C	1,63 10^{-5} cm^2s^{-1} à 20° C

Pour un volume donné de sol qui constitue une unité respiratoire, le rapport du flux de sortie de CO_2 sur le flux d'entrée de O_2 définit le quotient respiratoire de cette unité.

$$\dot{M}co_2 = - Ds, co_2 \times \frac{\Delta Cco_2}{\Delta x} \times S \text{ et } \dot{M}o_2 = Ds, o_2 \times \frac{\Delta Co_2}{\Delta x} \times S$$

Le coefficient de diffusion d'un gaz dans le sol ou dans tout autre milieu poreux est une fonction complexe de la porosité P, de la tortuosité T du milieu sec T ou à saturation Te. Sa détermination fait l'objet d'une abondante littérature (voir la bibliographie). VILAIN et DRUELLE (1974) proposent la relation suivante pour la diffusion de O_2 dans un milieu poreux quelconque à saturation :

$$\frac{De}{Do} = k.P_T.\alpha.(1\text{-}Sw).\frac{T}{Te}$$

De : Coef. dif. O_2 dans le milieu à saturation Sw.
Do : Coef. dif. O_2 dans l'air.
Sw : % de saturation du milieu.
P_T : Porosité totale du milieu.
k : Constante de Penman (0,66).
α : Coef. correctif.

En ce qui nous concerne, il suffit de remarquer que ces contraintes physiques sont les mêmes pour tous les gaz. L'écriture du QR élimine ces facteurs et seuls les coefficients de diffusion dans l'air (Do,i) entrent en considération.

$$QR = \left| \frac{\dot{M}co_2}{\dot{M}o_2} \right| = \frac{Do, co_2}{Do, o_2} \times \frac{\Delta Cco_2}{\Delta Co_2} \qquad (2)$$

Le rapport de diffusibilité $Do,co_2/Do,o_2$ n'est pas influencé sensiblement par la température puisque le coefficient de diffusion d'un gaz dans un mélange binaire (i, j) en fonction de la température T est donné par :

$$Dij = D^oij.\left(\frac{T_0}{T}\right)^n, \ 1,5 \leqslant n \leqslant 2$$

[PARTINGTON (1949) cité par WOOD et GREENWOOD (1971)].

En un point du sol où l'on fait un prélèvement gazeux, la comparaison des valeurs trouvées pour O_2 et CO_2 aux valeurs considérées stables * de l'air libre et le rapport des gradients entre eux donne une *image* intéressante du QR, notée (QR), au point considéré compte tenu que les teneurs en gaz dépendent également de la qualité des activités périphériques **.

D'où la forme utile de la relation (2) :

$$QR = 0,783 \times \frac{Cs, co_2 - 0,03^{***}}{20,95^{***} - Cs, o_2}$$

Si le gradient de concentration est vérifié constant sur plusieurs centimètres, cette image (QR) peut être considérée comme une bonne approximation du QR.

* Machta montre que la teneur en CO_2 oscille annuellement de quelques 5 ppm et qu'elle augmente de manière exceptionnelle : 287 ppm en 1860 (estimation), 300 ppm en 1940, 321 en 1970 et 385 ppm en 2000.

** En supposant que la Pco_2 restant constante, le pH ne varie pas.

*** Valeur pour l'air parfaitement sec.

Remarques :

Les équations de diffusion s'expriment également en fonction du gradient de pression partielle, ce qui permet les calculs de flux en phase liquide, la diffusion s'y faisant selon le gradient de pression.

En effet, de l'équation d'État des gaz parfaits PV = nRT, on déduit que

$P = C.RT$ $C = n/V$ n = nombre de moles.

d'où $dP = RT.dC$ Conditions isothermes.

soit $\frac{\Delta C}{\Delta P} = \frac{1}{RT}$

On appelle Capacitance β, l'accroissement de concentration d'un soluté 'i' dans un solvant 'x' pour un accroissement de sa pression partielle. (PIIPER et DEJOURS, 1971).

$$\beta xi = \frac{\Delta C}{\Delta P}$$

Ce coefficient β a la même dimension que le coefficient de solubilité α (caractéristique physique du soluté par rapport au solvant). Il s'exprime en quantité de substance par unité de volume et de pression : $mM . L^{-1} . atm^{-1}$.

— Pour tout gaz en milieu gazeux, on vérifie facilement que $\beta gi = \frac{1}{RT}$

— Pour O_2 et CO_2 dans l'eau distillée, ce coefficient se confond avec le coefficient de solubilité α_e.

— Pour des milieux présentant une réactivité particulière pour un gaz : les sangs et autres liquides intérieurs, les milieux tampons, ce coefficient est très différent de α *.

Le produit Dx, i × βx, i est la constante de KROGH, et caractérise, pour un gaz i, le milieu (x) traversé : (PIIPER, 1971).

En utilisant les pressions, les équations deviennent :

$$\dot{M}co_2 = - Ds, co_2 \times \beta g \times \frac{\Delta Pco_2}{\Delta x} \times S \text{ et } \dot{M}o_2 = Ds, o_2 \times \beta g \times \frac{\Delta Po_2}{\Delta x} \times S$$

$$(QR) = 0{,}783. \frac{Pco_2 - 0{,}2^{**}}{159^{**} - Po_2}$$

— P en mmHg. (ou Torr) (conditions STPD).

c) APPLICATIONS.

Il faut signaler que l'intérêt de ce que nous venons de dire est que, à partir de quelques prélèvements faits dans le sol, on peut avoir une estimation *qualitative* et *quantitative* de l'activité « in situ ».

* Il s'agit de la concentration totale du gaz passé dans le milieu sous forme dissoute ou combinée. Par exemple, O_2 dis. + O_2 de l'oxyhémoglobine et CO_2 dis. + CO_2 combiné.

Pour Po_2 = 100 mmHg, à 37° C le sang d'un homme normal contient 0,3 % d'O_2 dissous pour 20,1 % d'O_2 combiné : $\alpha o_2 \ll \beta o_2$.

** Pour l'air parfaitement sec.

Un autre intérêt réside dans le fait qu'en milieu ouvert (donc le sol dans les conditions normales) on ne peut intégrer l'espace temps pour la mesure des quantités produites et consommées.

α) *Effet de remouillage.*

La figure 8 a montre l'évolution de ce coefficient sur la première journée et 8 b pour les jours suivants.

On remarque que l'information est complètement différente des cour-

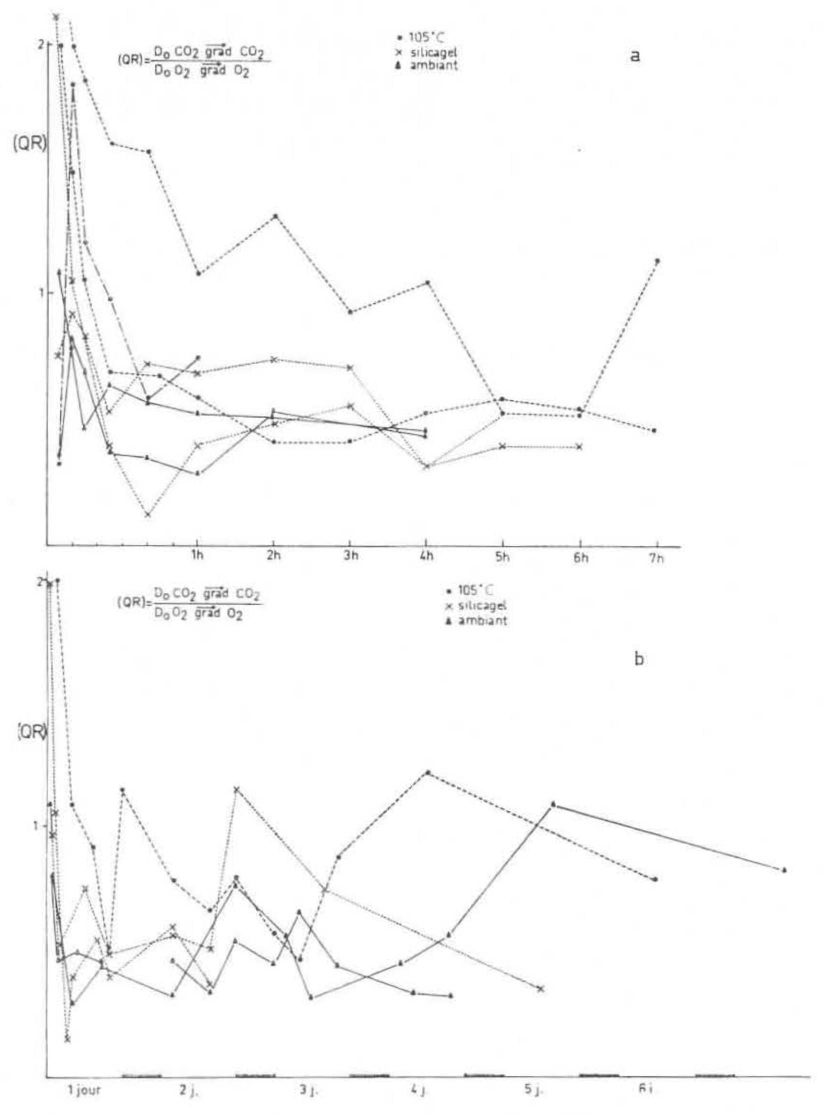


FIG. 8. — Évolution du quotient (QR).

bes 6 a, b. La suite de notre travail montre l'impossibilité d'interpréter ces résultats, la nature chimique du sol faussant les valeurs de ce coefficient.

β) *Comparaison de deux sols passés 16 h à 105° C.*

Les mesures sont faites 48 h après remouillage et sur les sols réessuyés :

— profondeur du prélèvement : — 2,5 cm,

— trois sondes placées dans chaque sol,

— deux séries de mesures dans la journée. Les moyennes sont données ci-dessous.

	% CO_2	% O_2	(QR)
Sol lessivé podzolique.....	0,35	19,91	0,25
Sol brun calcaire..........	0,55	20,16	0,54

Il a été intéressant de constater que pour un point de mesure sur le sol acide, on a obtenu à deux reprises des teneurs élevées en CO_2 (0,70 %) identiques aux valeurs maxima obtenues sur le sol alcalin (0,70 %). Par contre, les teneurs en oxygène étaient fort différentes : 18,95 % pour le premier et 20,00 % pour le second. Les (QR) calculés étaient de 0,36 contre 0,74.

Cet exemple montre bien l'importance d'effectuer sur un même prélèvement l'analyse du CO_2 et de l'O_2.

γ) *Mesures sur le terrain.*

Nous avons replacé sur le terrain (sol brun calcaire) trois séries de trois échantillons de ce sol passées respectivement à 30° C (température de conservation), à 105° C et à 200° C. Trois échantillons du sol lessivé podzolique passés à 30° C furent replacés simultanément sur le même terrain.

Cinq sondes placées alentour servaient aux prises témoins (— 2,5 cm). Nous avons laissé le sol remouiller par capillarité ces différents échantillons. Une semaine plus tard, les analyses effectuées donnaient pour (QR) les valeurs moyennes suivantes :

	Témoins	Sol brun calcaire			Sol lessivé
		30°	105°	200°	30°
(QR) — 7ᵉ jour...	0,66	0,78	0,78	0,78	0,53

Comme précédemment, pour ces sols restructurés et en quelque sorte dénaturés, une différence qualitative apparaît entre le sol acide et le sol alcalin. La mesure du CO_2 indiquait une moyenne de 0,16 % pour le sol lessivé et 0,17 % pour le sol brun. De ces simples mesures, aucune différence ne peut apparaître entre les deux sols.

δ) *Limites d'utilisation du coefficient (QR).*

On ne peut prétendre que des résultats obtenus sur des échantillons de sol ainsi traités puissent se retrouver dans la nature.

Nous avons donc réalisé une série de 10 mesures 'in situ' pour le sol acide et pour le sol alcalin. On peut voir dans les résultats suivants que la relation qualitative n'apparaît plus.

moyenne sur 10 mesures à — 2,5 cm

	% CO_2	% O_2	(QR)
Sol lessivé podzolique.....	0,09	20,81	0,52
Sol brun calcaire..........	0,14	20,67	0,37

Nous avons remarqué une répartition plus homogène du gaz carbonique et de l'oxygène dans le sol acide que dans le sol calcaire.

Nous nous sommes donc demandés si la nature chimique du sol ne pouvait pas interférer sur son atmosphère. Les expériences que nous présentons maintenant sont à ce sujet assez démonstratives.

C. — MISE EN ÉVIDENCE DU POUVOIR ABSORBANT D'UN SOL POUR LE CO_2.

Les expériences précédentes nous rendent méfiant pour la comparaison qualitative et quantitative de l'activité biologique de deux sols par la connaissance de leur atmosphère et l'utilisation du coefficient donnant l'image du QR : (QR). Nous avons voulu vérifier que les données sur l'atmosphère d'un sol brun calcaire n'ont pas la même signification pour un sol lessivé podzolique.

— Le pH légèrement basique du sol calcaire, son pouvoir, tampon et le calcaire abondant qu'on y trouve vont en faveur d'une rétention du CO_2 produit au sein de la solution de sol. Les valeurs trouvées pour le dioxyde de carbone seraient alors par défaut.

— Le sol podzolique, à pH faible et au pouvoir tampon nul donnerait des valeurs plus représentatives de l'intensité et de la qualité de son activité.

La courbe que nous reproduisons dans la dernière partie (fig. 9), tirée de ROQUES (1962), illustre ces hypothèses : à pH 4, le CO_2 dissous — (CO_2) — est très peu dissocié et on peut écrire que $\alpha e,co_2 \sim \beta e,co_2$; à pH 7,75 on se trouve en présence du système CO_2, H_2O, HCO_3^-, le CO_2 TOTAL = (CO_2) + (HCO_3^-) dans ce cas, on a $\beta e,co_2$ très différent de α_{co2}.

1. Protocole.

Les deux sols, séchés à l'étuve pendant 48 h à 60° C, ont été remouillés à l'eau de pluie par capillarité et maintenus dans un *courant d'air saturé* pendant une semaine. Ces sols, placés dans des paniers en laiton à larges mailles,

sont déposés dans des ballons réacteurs permettant de les isoler parfaitement de l'air ambiant. L'air ou un mélange gazeux peut circuler dans les ballons placés en série. La figure 10 donne le détail du montage.

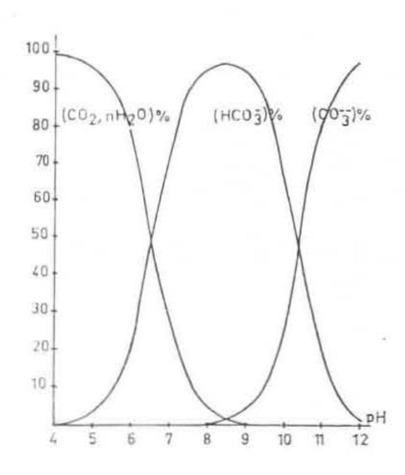


FIG. 9. — Répartition du carbone, entre les groupements carbonés dans le système CO_2-H_2O-carbonates (d'après ROQUES, 1962, modifié).

Pour des solutions à l'équilibre, les relations établies dans le texte permettent de connaître la répartition du carbone dans les différentes formes CO_2 libre, HCO_3^-, CO_3^{--}. Dans le cas général, l'équilibre est établi pour une pCO_2 donnée et tout le carbone des ions HCO_3^- et CO_3^{--} est emprunté à la source de CO_2. La répartition entre les différentes formes dépend du pH de la solution. Dans le système CO_2-H_2O-carbonate, une partie du CO_2 est empruntée à la source et une partie est empruntée au substratum calcaire ; de toute façon, l'équilibre réalisé entre les différents groupements carbonés reste le même. Il s'établit un régime d'équilibre entre le gaz emprunté à la source et le gaz fixé par le système.

Pour un sol acide, le CO_2 total fixé est faible et la pCO_2 d'équilibre élevée. Plus le sol est alcalin, plus le CO_2 fixé est important et emprunté à la source ; la pCO_2 d'équilibre est de plus en plus faible.

Dans les conditions d'humidité choisies (capacité au champs), ces sols présentent une bonne diffusion entre l'atmosphère interne et externe, ainsi qu'une importante surface d'échanges entre la solution de sol et l'atmosphère qui l'enveloppe.

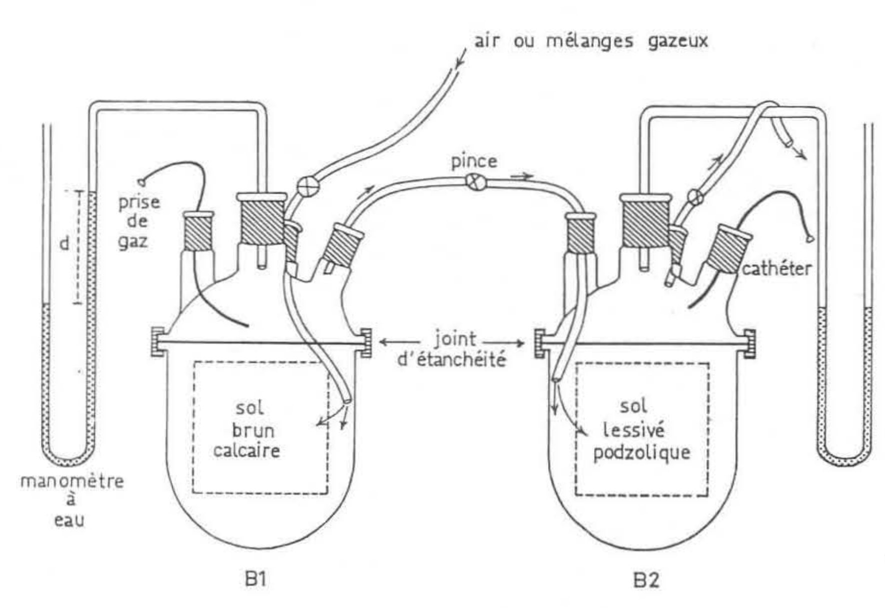


FIG. 10. — Pouvoir d'absorption d'un sol. Schéma du montage.

2. Évolution en atmosphère imposée.

a) Matériel.

Différents mélanges gazeux ont été réalisés au moyen d'un système élaboré avec la Société L'Air Liquide. Trois bouteilles de gaz pur (CO_2-O_2-N_2) sont branchées chacune sur un débitmètre Brooks muni d'un régulateur de débit. Les gaz peuvent sortir de façon indépendante ou charger en se mélangeant une capacité de 1 l jusqu'à 6 kg. La régulation des débits permet de prévoir la composition du mélange qu'il suffit de contrôler au Scholander. La pression de sortie est règlable de 100 g à 1,5 kg. Une sortie sans détente est prévue pour les balayages rapides par mélange choisi. Entre chaque expérience, les sols sont remis en équilibre avec l'air ambiant en les plaçant plusieurs heures dans un courant d'air.

b) Résultats.

La figure 11 donne les courbes d'évolution de l'atmosphère initiale imposée.

— Comme on s'y attendait, le sol acide n'apporte pas d'éléments nouveaux : à une consommation faible d'oxygène correspond une production de gaz carbonique équivalent à un QR de 0,66.

— Par contre, les résultats sont très démonstratifs pour le sol calcaire. Pour les différents mélanges imposés, on observe une phase d'absorption rapide du CO_2 (processus physico-chimique). Cette absorption est d'importance relative élevée : près de 30 % du CO_2 introduit. Progressivement, l'atmosphère du ballon se recharge en CO_2 métabolique. Le quotient respiratoire correspondant est d'environ 0,44 ; ce qui est trop faible pour ce type de sol. Bachelier (1968) pour un même type de sol constate qu'en absence de potasse le QR (mesuré par une autre méthode) est plus faible — 0,60 — qu'en présence de potasse — 1 —. Ces observations se rejoignent.

Les teneurs en CO_2 sont donc normales dans le sol acide et sont par défaut dans le sol calcaire.

3. Atmosphère normale, évolution en vase clos.

Dans l'expérience précédente on peut parler de deux sources de CO_2 ; une externe et une interne à la solution de sol. Dans le cas présent, seule la source interne (activité biologique) est le moteur de l'évolution du CO_2. Les résultats sont spectaculaires.

— Pour le sol acide, la consommation de O_2 est bien compensée par la production de CO_2. Le QR, comme précédemment, se calcule comme l'accroissement de la concentration en CO_2 sur la diminution de O_2 dans un intervalle de temps donné. Cette méthode générale est très rapide et très reproductible :

$$QR = \frac{\Delta \% CO_2}{\Delta \% O_2} \text{ entre } t_1 \text{ et } t_2$$

Le QR mesuré sur ce sol est très stable sur 24 h : QR = 0,71.

— Pour le sol brun, dans les premiers temps, la production de CO_2 apparaît nulle ou faible. Pendant les trois prmières heures on observe un palier à 0,12 % puis à 0,20 %. La pente de production qui s'ammorce ensuite reste constante jusqu'à la fin de la première expérience (fig. 12). D'autres manipulations ont été réalisées confirmant point par point les pentes de la fig. 12.

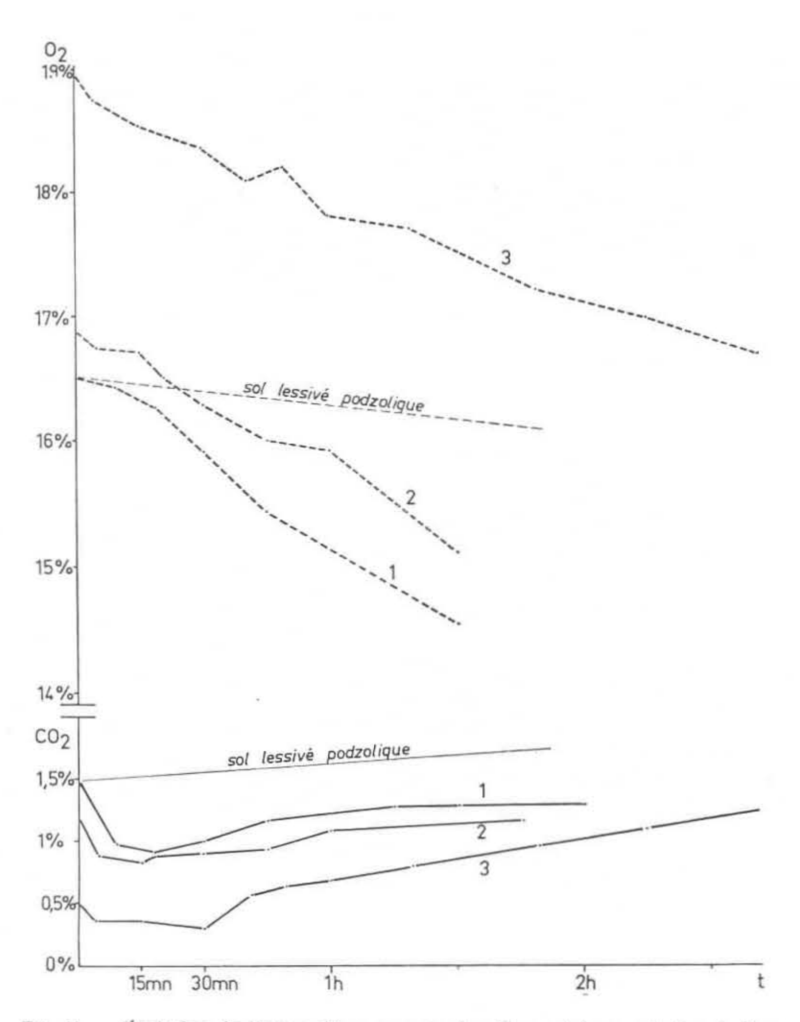


FIG. 11. — Évolution de l'atmosphère en vase clos d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzolique.

------ Consommation d'oxygène.

——— Production de gaz carbonique.

— Sol brun calcaire : atmosphère initiale.

courbes 1 — 16,50 % O_2 et 1,48 % CO_2.

courbes 2 — 16,86 % O_2 et 1,20 % CO_2.

courbes 3 — 18,96 % O_2 et 0,48 % CO_2.

(QR équivalent à 0,44)

— Sol lessivé podzolique : atmosphère initiale.

16,50 % O_2 et 1,20 % CO_2.

(QR = 0,71)

Le manomètre indique une forte dépression dans la chambre.

La consommation d'oxygène est très importante. Après 24 h, la teneur en O_2 est de 10 % (soit 50 % de l'O_2 initial) pour une teneur en CO_2 de 1,6 %, soit un QR < 0,2 ! Après 48 h, les teneurs étaient de 5,7 % de O_2 pour seulement 2,7 % de CO_2 ! Le taux de consommation d'oxygène s'infléchit entre 9 et 6 %.

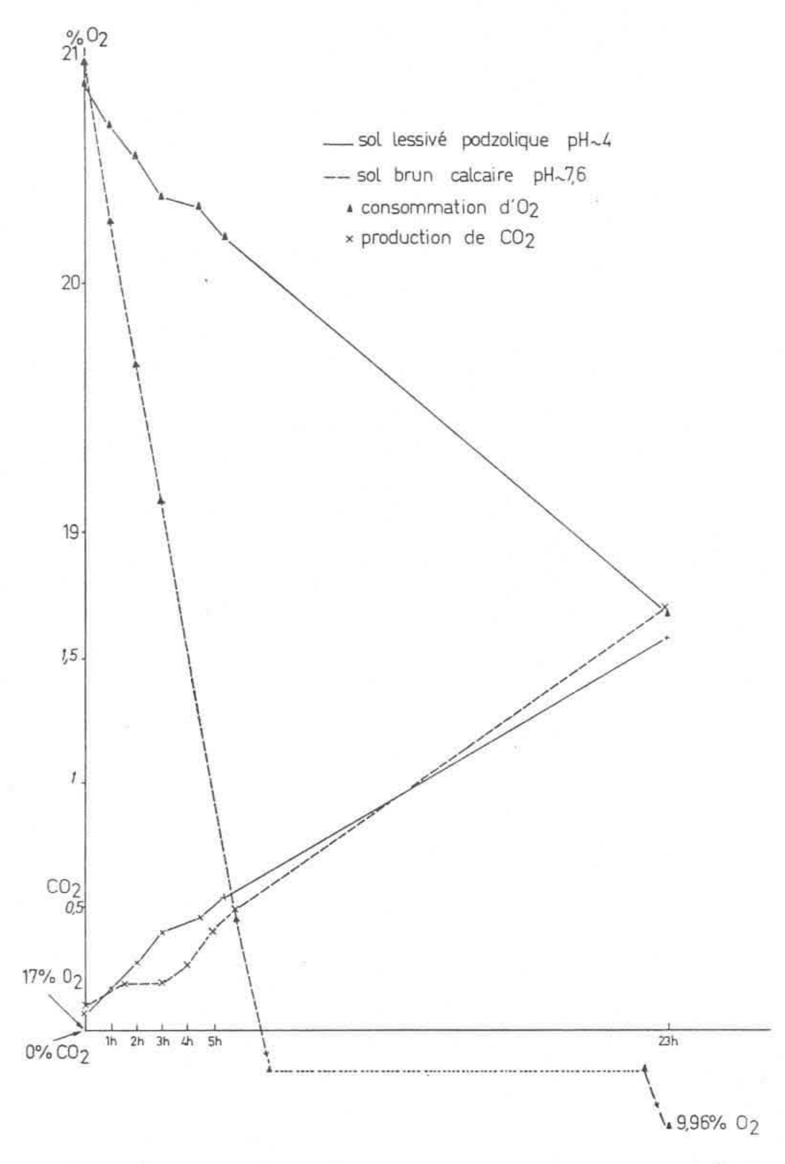


FIG. 12. — Évolution de l'atmosphère en vase clos d'un sol brun calcaire et d'un sol lessivé podzolique.

La nature chimique de ce sol semble donc pouvoir influencer considérablement son atmosphère. Enfin, nous voudrions signaler que les mesures de QR sur ce genre de sol, que ce soit avec ou sans l'absorption du CO_2 par la potasse doivent être tronquées par ce comportemnt lui-même absorbant.

4. **Conclusions.**

On remarque que les taux d'accumulation de dioxyde de carbone dans les deux ballons sont peu différents alors que les taux de consommation d'oxygène sont sans commune mesure.

In situ, nous avons signalé les faibles différences de teneur en CO_2 pour les deux sols tandis que l'activité biologique y est très différente. Également, les valeurs observées en toute saison sur le sol brun calcaire (— 2,5 ou — 5 cm) se situent régulièrement en dessous de 0,25 %, rarement au-dessus de 0,30 %. Les paramètres physiques de diffusion pour ce sol bien aéré et surtout sa structure chimique, pourraient fixer le niveau maximum de CO_2 que ce sol peut atteindre dans son atmosphère pour des activités biologiques normales.

Il faut insister sur l'importance de la mesure sur un même prélèvement de l'oxygène et du gaz carbonique. Suivre l'évolution *simultanée* de ces deux composants est essentiel pour proposer une interprétation qualitative et quantitative de l'activité biologique du sol *in situ*, référence faite à ses caractéristiques physico-chimiques.

Le calcul de (QR), image du QR réel, par la méthode proposée est surtout valable pour des sols où le CO_2 est chimiquement indifférent.

Pour un sol alcalin, des teneurs basses en O_2 peuvent être significatives d'une grande activité biologique ou d'un confinement.

III. — **INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS**

A. — POUVOIR TAMPON D'UN SOL.

1. **Rappel sur le pouvoir tampon.**

Un milieu est dit tamponné quand l'addition ou le retrait de l'ion H^+ (soit x moles/litre) n'entraîne pas de variation importante de son pH. Quand un sel d'acide faible est ajouté à une solution de l'acide lui-même, le pH s'exprime à partir des équilibres suivants :

$$\underset{a}{\text{Acide}} \rightleftharpoons H^+ + \underset{b}{Ac^-}$$ un acide faible est peu dissocié

$$\text{Sel de l'acide} \rightleftharpoons Me^+ + \underset{b'}{Ac^-}$$ Son sel est totalement dissocié b « b'

par définition : $pH = -\log (H^+)$

d'autre part : $\frac{(H^+).b}{a} = K_A$

d'où : $$pH = pK_A + \log \frac{b}{a}$$

Si on ajoute au système x moles/L d'acide fort :

$$pH = pK + \log \frac{(b - x)}{(a + x)}$$

x sera compté + si on ajoute des H^+ et sera compté — si on retire H^+.

Pour augmenter d'une unité pH le milieu

$$pH = pK + \log \frac{b}{a} + \log 10$$

x sera tel que : $\frac{b - x}{a + x} = 10\ b/a$

Il est intéressant de connaître la dérive de la fonction pH = f(x). On établit facilement que : $dpH = -\frac{1}{2{,}3} \cdot \frac{a + b}{ab - x\,(b - a) - x^2} \cdot dx$

Par définition, le pouvoir tampon T est : T = dx/dpH. Pratiquement $T = \Delta x / \Delta pH$.
Ce pouvoir tampon s'annule pour les zéros de l'équation

$$-x^2 - x\,(b - a) + a.b = O$$

$$\text{soit } x = -b$$

$$x = a$$

Si on ajoute une quantité de sel (base) ou d'acide égale à la quantité initiale en solution toute addition supplémentaire n'aura plus d'amortissement possible.

On conçoit donc que si l'on impose à un système tampon simple une source de H^+ permanente (dissociation du CO_2 produit par les organismes au sein d'une solution), son pouvoir tampon s'annulera rapidement. Comme nous allons le voir, le système tampon du sol n'est pas simple et peut retenir une part importante du CO_2 produit.

On distinguera le système CO_2 — H_2O — base et le complexe absorbant du sol.

2. **Système CO_2-H_2O-bicarbonates-$CaCO_3$.**

L'étude de ce système est largement présenté dans la littérature. Pour notre travail, nous avons repris et adapté ce qui pouvait nous intéresser du travail très complet de H. ROQUES (1964).

Le système est entièrement définit par les équilibres suivants :

(1) $2\,H_2O \rightleftharpoons H_3O^+ + OH^- \quad pKe^* = 14$

(2) $Pco_2 \rightleftharpoons a.(CO_2)$

(3) $(CO_2) + 2H_2O \rightleftharpoons HCO^-_3 + H_3O^+ \quad pK_1 = 6{,}4$

(4) $HCO^-_3 + H_2O \rightleftharpoons CO^{--}_3 + H_3O^+ \quad pK_2 = 10{,}3$

La neutralité électrique s'écrit

(5) $H_3O^+ + 2\,(Ca^{++}) = (OH^-) + (HCO^-_3) + 2\,(CO^{--}_3)$

Une partie du carbone et le calcium sont libérés par le substrat :

(6) $CaCO_3 \rightleftharpoons CO^{--}_3 + Ca^{++} \quad pKs = 8{,}5$

Le produit de solubilité $Ks = (Ca^{++}).(Co_3^{--})$ fixe les limites du système

* Les valeurs des pK données ici sont approximatives et ne peuvent être utilisées pour des calculs précis.

Une charge en Ca^{++} ou CO_3^{--} favorise la précipitation du carbonate de calcium ; l'élimination de CO_3^{--} ou de Ca^{++} favorise la dissociation.

Dans tous les cas :

$$pH = pK + \log \frac{(HCO_3^-)}{(CO_2)}$$

En solution aqueuse, quelque soit l'origine du carbone, l'équilibre du système est fonction des équations ci-dessus. Plus le milieu est alcalin (pH élevé) plus le carbone est d'origine biologique. Cependant, pour les pH < 8, la forme CO_3^{--} est insignifiante (fig. 9), ce qui veut dire que l'ion carbonate produit de la dissociation de $CaCO_3$ se combine aussitôt en bicarbonate :

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons HCO_3^- + H^+$$
$$CO_3^{--} + H^+ \rightleftharpoons HCO_3^-$$

L'équilibre (6) est ainsi déplacé vers la droite bien que nous soyons en milieu alcalin. Cet ensemble de considérations montre bien que le système CO_2-H_2O-Carbonate de calcium a un pouvoir tampon supérieur au système CO_2-H_2O-bicarbonates rencontré habituellement dans les milieux biologiques.

Le mécanisme de l'absorption du CO_2 par la solution de sol quand on élève la pCO_2 s'explique partiellement par cette fixation de H^+ sur un carbonate de calcium pour former un bicarbonate. L'accumulation simultanée des HCO_3^- formés et des Ca^{++} libérés permet d'atteindre le produit de solubilité de $Ca(HCO_3)_2$ et peut limiter ainsi le système.

Pour illustrer cette efficacité du pouvoir tampon lié au calcaire, rappelons l'importance du squelette calcaire pour des animaux aquatiques en situation d'anaérobie. L'exemple que nous citons est emprunté à DUGAL (cité par NICOL, 1966). *Mercenaria mercenaria* (Lamellibranche) resté à l'air pendant plusieurs jours (donc sans échanges respiratoires avec l'extérieur) subit dans son milieu intérieur une augmentation du CO_2 total qui passe de 6 à 150 % du volume ; on constate également une forte accumulation de $Ca(HCO_3)_2$ et une faible diminution du pH. L'érosion de la coquille calcaire témoigne de l'importance des échanges en cause.

L'importante libération de gaz carbonique lors du remouillage d'un sol calcaire séché à l'air ou surtout à l'étuve, s'explique par la succession des réactions suivantes :

— au cours du séchage

$$Ca(HCO_3)_2 \xrightarrow{\Delta} CaCO_3 + H_2O + CO_2$$

— après remouillage

$$CaCO_3 \rightleftharpoons Ca^{++} + CO_3^{--}$$
$$CO_3^{--} + H_2O \rightleftharpoons HCO_3^- + OH^-$$
$$HCO_3^- + nH_2O \rightleftharpoons CO_2, nH_2O + OH^- \rightleftharpoons CO_2 + nH_2O + OH^-$$

Cette suite de réaction à tendance à élever le pH du sol. Puisque dans la gamme de pH qui intéresse le sol, la proportion de CO_2 libre est faible, la réaction suivante est fortement déplacée vers la gauche

$$CO_2 + nH_2O \rightleftharpoons CO_2, nH_2O$$

REMARQUES.

Le CO_2 produit par cette manipulation ne semble pas totalement venir d'une réaction chimique. En effet, le dégazage par le vide des échantillons diminue sensiblement l'intensité des dégagements. Le gaz carbonique produit par l'oxydation de la matière organique lors du séchage s'accumulerait en partie dans les microstructures du sol (?).

— Le pH des sols *remouillés* varie selon le degré de dessication qu'ils ont subi et est également lié à la saison du prélèvement (richesse plus ou moins grande en matière organique oxydable).

Exemple pour le sol brun calcaire :

Traitement \ Mois	Octobre	Décembre
Témoin	8,2	7,4
60° C	7,7	7,6
105° C	7,4	7,0
200° C	4,0	6,0

3. **Le complexe absorbant d'un sol.**

La phase colloïdale d'un sol, c'est-à-dire l'ensemble des particules comprises entre 10^{-1} et 10^{-3} μ, de part les forces de surface importantes qui s'y exercent, est affectée de charges électriques lui donnant un ensemble de propriétés vis-à-vis du pH et de l'eau.

La charge des colloïdes dépend du milieu :

— Les colloïdes électropositifs adsorbent les cations (y compris H^+) en milieu acide et se chargent positivement.

— Les colloïdes électropositifs adsorbent les anions (y compris OH^-) et se chargent négativement.

Les colloïdes de même charge (électro + ou —) se repoussent : état dispersé. Si on les décharge, les particules cessent de se repousser et il y a précipitation ou floculation. Cet effet s'obtient en ajoutant au système des ions appropriés dont le pouvoir floculant est proportionnel à la charge *.

Les colloïdes électronégatifs sont dispersés en milieu alcalin (OH^-) et floculés en milieu acide (H^+) :

$$(\text{Coll. electro} -) + (H^+) \rightleftharpoons \text{coll. electro} - H^+$$

La floculation des colloïdes électronégatifs du sol intervient dans le pouvoir tampon de celui-ci.

* L'ion floculant (H+ par exemple) repousse les charges+ laches du colloïde électro — et neutralise les charges négatives de celui-ci.

La fraction argileuse du sol brun calcaire est le siège d'échanges réversibles entre la couche de cations qu'elle adsorbe et les ions positifs pouvant apparaître dans la solution de sol. D'autre part, l'action floculante des cations bivalents est plus énergique que celle des cations monovalents (Al, Ca, Mg, H, K, Na) ; cependant en milieu humique l'ordre précédent peut être modifié et l'action H^+ être adsorbé préférentiellement. Il est important de signaler que pour les argiles en milieu calcaire, dont à pH > 7 la dispersion due à la présence des OH^- est d'effet mineur par rapport à la floculation due aux grandes quantités de Ca^{++} en solution.

Nous avons indiqué précédemment que le complexe absorbant du sol brun calcaire étudié est totalement saturé par les ions Ca^{++}. Ce sol argilo-humique a une forte capacité d'échange. L'adsorption préférentielle de H^+ en milieu humique s'exprime par l'équilibre :

$$\text{Arg Ca} + H^+ \rightleftharpoons \text{Arg H} + Ca^{++}$$

Comme Arg H est peu ionisé, le pH mesuré diminue très faiblement.

Conséquences :

— A une atmosphère riche en CO_2, les ions H^+, issus de la dissociation de l'acide carbonique, réagiront sur le complexe absorbant du milieu.

— En situation de confinement, les protons conséquents à la charge en CO_2 du milieu, seront en partie éliminés par le complexe absorbant.

Au système tampon CO_2-H_2O-carbonate s'associe le système tampon argile-Ca.

L'ion calcium commun aux deux systèmes les rend co-évolutifs. On peut donc considérer un seul mécanisme tampon définit par les équilibres suivants.

$$pCO_2 \rightleftharpoons a.\ (CO_2)$$
$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons HCO_3^- + H^+$$
$$\text{Arg Ca} + H^+ \rightleftharpoons \text{Arg H} + Ca^{++}$$
$$+ \qquad CaCO_3 + H^+ \rightleftharpoons HCO_3^- + Ca^{++}$$
$$Ca^{++} + 2\ HCO_3^- \rightleftharpoons Ca\ (HCO_3)_2$$

Ce pouvoir tampon se manifeste très nettement dans l'expérience de confinement. Le plateau de stabilité de la teneur en CO_2 dans l'air baignant l'échantillon de sol montre une pression d'équilibre pCO_2 (pression de l'ordre de 0,2 à 0,3 atmosphère) jusqu'à laquelle la capacitance du milieu reste importante. Pour le système CO_2-H_2O-$CaCO_3$ à 15° C, cet écart de pression correspond à une variation du pH de 7,80 à 7,68 (ROQUES, 1964). Le pH n'a pu être suivi au cours de ces manipulations. D'autre part, parmi la grande quantité de prélèvements faits en toutes saisons sur ce sol, nous n'avons jamais obtenu des teneurs élevées par la profondeur 0 - 5 cm et 0,2 % est une valeur moyenne relevée dans ce niveau. Ces remarques montrent l'intérêt d'établir pour un sol tamponné la courbe pH $= f\ (pCO_2)$ et de comparer les résultats aux valeurs observées « *in situ* ». Par ailleurs, les ions ammonium produits lors des processus microbiens d'ammonification ont sans doute un rôle non négligeable dans l'augmentation du pouvoir tampon du sol en augmentant sa réserve alcaline. Il sera intéressant de connaître la correspondance entre le pH, la concentration de NH_4^+ et la capacitance du sol pour le CO_2.

4. Note complémentaire.

Nous avons pu récemment reprendre ces expériences en leur associant la mesure du pH. Les résultats fragmentaires que nous donnons montrent bien l'intérêt d'une étude des relations entre l'aération, la pCO_2 et le pH d'équilibre d'un sol.

— Pour un sol dont le pH est supérieur à 4 (cf. figure 9 et texte), la reproductibilité des mesures sera liée aux conditions d'aération de ce sol : dans un sol bien aéré, le pCO_2 de l'air est faible ce qui facilite le départ du CO_2 dissous et par conséquent la remontée du pH. Le pH du sol brun calcaire maintenu dans un courant d'air passe rapidement de 7,6 à 8,2 alors que l'effet est nul pour le sol acide. Une bonne aération du sol augmente sa capacité de charge en CO_2. L'expérience de confinement montre bien cette conséquence pour le sol tamponné.

Au cours des expériences de charge en CO_2 on remarque pour le sol brun calcaire une absorption du gaz carbonique et une baisse rapide du pH suivie d'un amortissement jusqu'à une valeur d'équilibre dépendant de la pCO_2 finale dans l'atmosphère. Le tableau suivant illustre cette évolution.

pH initial	Atmosphère finale	pH final
8,24	2,50 % CO_2 20,40 % O_2	7,60
8,13	1,95 % CO_2 20,50 % O_2	7,40
8,10	12,90 % CO_2 15,60 % O_2	6,87
8,10	1,08 % CO_2 20,95 % O_2	7,79
8,04	1,57 % CO_2 14,63 % O_2	7,53
8,04	0,30 % CO_2 19,50 % O_2	7,84

B. — ACTIVITÉ BIOLOGIQUE ET ATMOSPHÈRE DES SOLS.

1. Respiration et échanges gazeux.

Il est curieux de constater que les travaux concernant les échanges gazeux du sol font peu de cas du pouvoir tampon de celui-ci, alors que nos expériences, pour simples qu'elles soient, attestent l'importance de ce pouvoir pour un sol commun.

Les calculs de production de CO_2 qui ont été réalisés sur les deux sols *in situ* par BACHELIER (1968 b) montrent des intensités du même ordre et

parfois supérieures pour le sol podzolique. Cette similitude de production apparente se retrouve également dans l'expérience d'évolution en vase clos de l'atmosphère de ces sols.

Les résultats publiés par BAUZON et al. (1967) sur ces sols nous font faire les mêmes remarques :

— Production de CO_2 mesurée au laboratoire.

Sol brun calcaire .... 3,23 mg de CO_2/g de sol/7 j
(Mull calcique de rendzine)

Moder de sol lessivé podzolique .. 3,94 mg de CO_2/g/7 j

Cependant, une différence importante apparaît entre ces deux sols si on considère l'activité déshydrogénasique * :

— sol brun calcaire .... 154 µl. H_2/24 h/g

— sol podzolique .... 61 µl. H_2/24 h/g

Or, cette activité déshydrogénasique est en cohérence avec l'intensité de la consommation d'O_2 (HOWARD, 1972). On constate donc une incohérence entre la production de CO_2 et l'activité déshydrogénasique comme on constatait une incohérence dans nos expériences entre la production de CO_2 et la consommation d'oxygène.

On peut faire remarquer d'autre part que les mesures au laboratoire de l'activité respiratoire en flacons fermés et par absorption du CO_2 par une solution titrée de potasse pourraient être tronquées par le pouvoir absorbant du sol.

2. **Analogies fonctionnelles.**

L'activité microbiologique, responsable pour l'essentiel de l'activité respiratoire du sol, se produit en milieu aquatique. A notre connaissance, seuls les physiologistes se sont intéressés aux relations existant entre la source de production de CO_2 et le milieu de vie de cette source.

Un travail mettant en évidence l'efficacité du milieu à limiter les effets du confinement a été réalisé par DEJOURS (1966) et par DEJOURS, ARMAND et VERRIEST (1968) sur le poisson rouge (*Carassius auratus* L.).

L'animal, anesthésié, est placé dans une eau riche en carbonate. L'augmentation de pCO_2 dans l'eau expirée est inférieure à 1 torr alors qu'elle aurait été de 3 torrs si tout le CO_2 produit était passé en solution. Les auteurs constatent également que la réserve alcaline du milieu augmente essentiellement par production de NH^+_4 issu du métabolisme, balancé par les bicarbonates. Cet accroissement de la réserve alcaline augmente le pouvoir tampon.

* D'après BACHELIER (1973), la comparaison des activités biologiques des sols de nature différente par la mesure de leur activité déshydrogénasique appelle quelques réserves :

— le T. T. C. peut subir une évolution abiotique en T P F au contact d'argiles à fort pouvoir absorbant [expériences personnelles sur de la montmorillonite et d'après les travaux de GALSTYAN et AVUNDZHYAN (1970)].

— le T T C et sa forme réduite (T P F) peuvent être détruits par des sols biologiquement trop actifs.

En conséquence, les courbes de dissociation du CO_2 étudiées montrent que pour

— l'eau distillée, le rapport $\Delta Cco_2/\Delta Pco_2$ est de 33,4 mM/l/atm. qui est le coefficient de solubilité de Bunsen à 25°.

— Pour l'eau carbonatée, ce rapport est de 75 mM/l/atm.

— Pour l'eau carbonatée combinée à l'accroissement de la réserve alcaline le rapport est de 513 mM/l/atm., soit quinze fois le coefficient de Bunsen. On voit donc toute l'utilité de cette réserve alcaline et l'intérêt de déterminer la capacitance du milieu.

Remarquons que des processus analogues interviennent dans la régulation de l'équilibre acide-base du sang, chez l'homme par exemple. NH_3, produit de la désamination rénale des acides aminés, fixe au niveau de la cellule tubulaire un ion H^+. Le NH_4^+ formé est excrété et de ce fait tend à faire remonter le pH. Les bicarbonates HCO_3^- sont réabsorbés, couplés à Na^+ (filtration glomérulaire du NaCl). Il y a simple récupération de la réserve alcaline.

Le sol tamponné que nous avons étudié présente un mécanisme analogue à ceux que nous venons de voir : la libération de l'ion Ca^{++} à partir de Arg. Ca et du $CaCO_3$ permettrait d'augmenter considérablement l'effet tampon de la solution de sol par l'accroissement de sa réserve alcaline.

IV. — CONCLUSION

Nous nous étions donné comme premier but dans ce travail, de proposer une méthode simple et précise pour l'analyse des gaz dans le sol. Cette technique, utilisée maintenant depuis plus d'un an, se trouve être suffisamment fine pour suivre l'évolution spatio-temporelle de l'atmosphère d'un grand nombre de milieux poreux, ouverts ou fermés. Nous constatons la difficulté de relier pour certains sols la production de Gaz Carbonique, ou les teneurs en ce gaz dans l'atmosphère du sol, à l'activité biologique de celui-ci.

Les mesures faites au laboratoire ou sur le terrain montrent bien la nécessité de connaître simultanément les proportions de CO_2 et d'O_2 pour obtenir une image de l'activité respiratoire — (QR) —. Les anomalies rencontrées au cours de l'étude comparée de deux sols nous font proposer quelques interprétations inspirées des mécanismes de régulations physiologiques. Ces interprétations se veulent être plus de futures bases expérimentales que des démonstrations théoriques fragmentaires.

Ce qui nous intéresse dans l'ensemble des résultats présentés est que, pour un sol brun calcaire, apparaît une forme d'auto-régulation de la pression du CO_2 dissous. Les situations faisant évoluer ce sol vers l'anaérobie n'auront pas la même répercussion écologique que pour un sol non tamponné. C'est en fait deux natures de confinement qui se définissent :

— Le confinement par diminution de la pO_2 et l'augmentation simultanée de la pCO_2 avec effet inhibiteur important.

— Le confinement avec diminution de l'oxygène et faible augmentation du CO_2 avec effet inhibiteur réduit.

Cette évolution potentielle d'un sol intéresse la microfaune qui le peuple.

Ce travail pose les bases d'une recherche approfondie des relations existant entre les Microarthropodes et les gaz respiratoires.

Résumé

Une technique de prélèvement et d'analyse des gaz est proposée. L'association d'aiguilles hypodermiques et de cathéters fins et souples, ainsi que le faible volume prélevé (0,4 cc) permettent l'exploration de nombreux milieux édaphiques ouverts ou fermés. La méthode est illustrée par l'étude de l'effet de remouillage d'un sol séché sur les teneurs en CO_2 et O_2 de son atmosphère. A partir de cette étude et des valeurs obtenues *in situ*, un quotient, (QR), permettant d'approcher le quotient respiratoire QR du sol est proposé. Les valeurs incohérentes observées pour un sol brun calcaire nous ont fait mettre en évidence l'importance du phénomène d'absorption de CO_2 par ce sol. L'interprétation est faite en termes d'autorégulation comparée à quelques régulations de la pCO_2 dans des systèmes biologiques connus.

Zusammenfassung

Eine Technik der Gasentnahme und Gasanalyse wird vorgeschlagen. Die Assoziation hypodermaler Nadeln un feiner, biegsamer Einführungssonden sowie die geringe entnommene Menge (0,4 cc) ermöglichen die Erforschung von vielen offenen oder geschlossenen Milieus. Die methode wird durch die Untersuchung der Wirkung der Wiederbefeuchtung eines ausgetrockneten Bodens auf den CO_2 und O_2-Gehalt seiner Atmosphäre veranschaulicht. Ausgehend von dieser Untersuchung und den *in situ* erhaltenen Werten wird ein Koeffizient (QR) vorgeschlagen, der es ermöglicht, sich dem QR des Bodens anzunähern. Aufgrund der unzusammenhängenden Werte, die für einen braunen Kalkboden ermittelt wurden, konnte die Bedeutung des Phänomens der CO_2-Absorption durch diesen Boden nachgewiesen werden.

Die Interpretation vergleicht die Autoregulation des Bodens mit einigen Regulationen des pCO_2 in bekannten biologischen Systemen.

Bibliographie

Anderson (J. M.), 1973. — CO_2 evolution from two temperate, deciduous woodland soils. *J. Appl. Ecol.*, **10**: (2): 361-378.

Bachelier (G.), 1968 a. — Problèmes relatifs à l'atmosphère du sol et utilisation possible d'un détecteur de gaz pour la mesure de sa teneur en gaz carbonique. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **6** (1).

Bachelier (G.), 1968 b. — Contribution à l'étude de la minéralisation du carbone dans les sols. *Mém. ORSTOM*, **3**: 1-145.

Bachelier (G.), 1973. — Activité biologique des sols et techniques simples qui en permettent l'évaluation. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, **11**, (1): 65-77.

Bauzon (D.), Rouiller (J.) et Bachelier (G.), 1967. — Caractéristiques pédologiques et microbiologiques des sols de la station RCP 40 de la Forêt de Sénart et du parc de Brunoy. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **4** (4): 533-551.

BILLES (G.), 1971. — Améliorations techniques de la méthode de Koepf pour la mesure du dégagement du CO_2 des sols. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **8** (2): 235-241.

BILLES (G.), CORTEZ (J.) et LOSSAINT (P.), 1971. — L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **8** (3): 375-395.

BIRCH (J. W.) et MELVILLE (M.), 1969. — An electrolytic respirometer for measuring oxygen uptake in soils. *J. Soil Sc.*, **20** (1): 101-110.

BOYCE (J. S.) et MCCALLA (T. M.), 1969. — Aeration status of subtilled and plowed soils as determined by the partial vacuum method. *Soil Sc.*, **108** (4): 231-240.

BURGES (A.) et FENTON (E.), 1952. — The effect of carbon dioxide on the growth of certain soil fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 104-108.

CHAPMAN (S. B.), 1971. — A simple conductimetric soil respirometer for field use *Oikos*, **22**: 348-353.

CHASE (F. E.) et GRAY (P. H. H.), 1957. — Applications of the Warburg respirometer in studying respiratory activity in soil. *Can. J. Microbiol.*, **3**: 335-349.

CHERNOVA (N. M.), BYZOVA (J. B.) et CHERNOVA (A. I.), 1971. — Relationship of number, biomass and gaseous exchange rate indices in microarthropods in substrates with various organic matter contents. *Pedobiologia*, **11** (4): 277-285.

DE CAMARGO (O. A.), GROHMANN (F.), SALATI (E.) et MATSUI (E.), 1974. — A technique for sampling the soil atmosphere. *Soil Sc.*, **117** (3): 173-174.

DE JONG (E.) et SCHAPPERT (H. J. V.), 1972. — Calculation of soil respiration and activity from CO_2 profiles in soil. *Soil Sc.*, **113** (5): 328-333.

DEJOURS (P.), 1966. — Respiratory gaz exchange of aquatic animals during confiement. *Journ. Physiology*, **186**: 126-127.

DEJOURS (P.), ARMAND (J.) et VERRIEST (G.), 1968. — Carbon dioxide dissociation curves of water and gaz exchange of water-breathers. *Respir. Physiol.*, **5**: 23-33.

DOMMERGUES (Y.), 1962. — Contribution à l'étude de la dynamique microbienne des sols en zone semi-aride et en zone tropicale sèche. Thèse (Fac. Sci., Paris).

DOMERGUES (Y.) et MANGENOT (F.), 1970. — Écologie microbienne du sol. *Ed. Masson*, Paris, 1-800.

ENCKELL (P. H.), 1968. — Oxygen availability and microdistribution of interstitial mesofauna in Swedisch fresch-water sandy beaches. *Oikos*, **19**: 271-290.

ELKAN (G. H.), MOORE (W. E. C.), 1962. — A rapid method for measurement of CO_2 evolution by soil Microorganisms. *Ecology*, **43** (4): 775-776.

GAWLIK (J.), 1968. — Investigations on the changes of soil air in muck soil in relation to water table variations. *Polish J. Soil Sc.*, **1** (I): 75-81.

HACK (H. R. B.), 1956. — An application of a method of gaz microanalysis to the study of soil air. *Soil Sc.*, **82**: 217-231.

HOWARD (P. J. A.), 1966. — A method for the estimation of CO_2 evolved from the surface of soil in the field. *Oikos*, vol. 17, n° 2, 267-271.

HOWARD (P. J. A.), 1972. — Problems in the estimation of biological activity in soil. *Oikos*, **23** (2): 235-240.

JOOSSE (N. G.) et KAPTEIJN (J. M.), 1968. — Activity stimulating phenomena caused by fleld disturbance in the use of pitfall traps. *Oecologia*, **1**: 382-392.

KATCHALSKY (A.) et CURRAN (P. F.), 1965. — Nonequilibrium thermodynamics in biophysics. *Harward University Press.*

LEMON (E. R.) et ERICKSON (A. E.), 1952. — The measurement of oxygen diffusion in the soil with a platinum microelectrode. *Soil Sc. Soc. Proc.*, **16**: 160-163.

LETEY (J.) et STOLZY (L. H.), 1964. — Measurement of oxygen diffusion rates with

the platinum microelectrode. I. Theorie and equipment. *Hilgardia,* **35** (20): 545-554.

MACHTA (L.), 1973. — Prediction of CO_2 in the atmosphere. In *Carbon and Biosphere* editors : Woodwell and Pecan, published by United States Atomic Energy Commission.

MADSEN (B. L.), 1968. — The distribution of nymphs of *Brachyptera risi* Mort. in relation to oxygen. *Oikos,* **19** (2): 304-310.

MARTIN (M. H.), 1968. — Measurement of soil aeration. In *Wadworth's* : The measurement of environmental factors in terrestrial Ecology.

MINDERMAN (G.) et VULTO (J.), 1973. — CO_2 production by tree roots and microbes. *Pedobiologia,* **13**: 337-343.

MOURSI (A.), 1962. — The attractiveness of CO_2 and N_2 to soil Arthropoda. *Pedobiogia,* **1**: 237-241.

NELSON (G. O.), 1973. — Les mélanges de gaz. *Entreprise Moderne d'Edition.*

NICOL (J. A. C.), 1967. — The biology of marine animals. *Pitman Paperbacks,* 2nd ed., 190-191.

PIIPER (J.) et DEJOURS (P.), 1971. — Concept and basic quantities in gaz exchange physiology. *Resp. Physiol.,* **13**: 292-304.

RANEY (W. A.), 1949. — Field measurement of Oxygen diffusion through soil. *Soil Sc. Soc. Proc.,* **14**: 61-65.

ROQUES (H.), 1962. — Considérations théoriques sur la chimie des Carbonates. *Ann. Spéléo,* **17** (3): 463-468.

ROQUES (H.), 1964. — Contribution à l'étude statique et cinétique des systèmes gaz carbonique-eau-carbonates. *Ann. Spéléo,* **19** (2): 255-484.

ROSS (D. J.) et BOYD (I. W.), 1970. — Influence of moisture and aeration on oxygen uptakes in Warburg respiratory experiments with litter and soil. *Plant and Soil,* **33**: 251-256.

ROSS (D. J.) et ROBERTS (H. S.), 1970. — Enzyme activities and O_2 uptakes of Soils under pasture in temperature and rainfall sequences. *J. Soil Sc.,* **21** (2): 368-381.

SCHOLANDER (P. F.), 1947. — Analyser for accurate estimation of respiratory gases in one-half cubic centimeter samples. *J. Biol. Chem.,* **167** (1): 235-250.

SCHREVEN (D. A. Van), 1972. — Effect of soil atmosphere on bacterial populations and activity. *Plant and Soil,* **36** (3): 561-570.

SCHWARTZ (D. M.) et BAZZAZ (F. A.), 1973. — *In situ,* measurement of CO_2 gradients in a soil-plant atmosphere system. *Oecologia,* **12** (2): 161-168.

SCOTT (D), HILLIER (R. D.) et BILLINGS (W. D.), 1970. — Correlation of CO_2 exchange with moisture regime and light in some Wyoming subalpine meadows species. *Ecology,* **51** (4): 701-702.

SWABY (R. J.) et BEVERLY (I.), 1953. — A simple macrorespirometer for studies in Soil microbiology. *Aust. J. Agri. Res.,* **4**: 334-339.

TACKETT (J. L.), 1968. — Theory and application of gaz chromatography in soil aeration research. *Soil Sc. Soc. Am. Proc.,* **32**: 347-350.

TAYLOR (S. A.), 1949. — Oxygen diffusion in porous media as a measure of soil aeration. *Soil Sc. Soc. Am. Proc.,* **14**: 55-61.

TAYLOR (G. S.) et ABRAHAMS (J. H.), 1953. — A diffusion equilibrium method for obtaining soil gases under field conditions. *Soil Sc. Soc. Proc.,* **17**: 201-206.

VANNIER (G.), 1970. — Réactions des Microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Techniques relatives à l'extraction des Arthropodes du sol. *Ed. du CNRS, Paris,* 319 p.

VANNIER (G.), 1973. — Originalité des conditions de vie dans le sol due à la présence de l'eau : importance thermodynamique et biologique de la Porosphère. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **103** (1): 157-167.

VAN BAVEL (C. H. M.), 1965. — Composition of soil atmosphere. *Methods of soil analysis agron.*, 315-318.

VILAIN (M.) et DRUELLE (J. P.), 1967. — Extraction de petits échantillons de gaz du sol. Dosage par chromatographie. *Ann. Agron.*, **18** (5): 507-528.

VILAIN (M.) et DRUELLE (J. P.), 1974. — Détermination du coefficient de diffusion de l'oxygène dans les milieux poreux non consolidés. *C. A. Acad. Sc. Paris*, **278**, série D (14): 1833-1835.

WOOD (J. T.) et GREENWOOD (D. J.), 1971. — Distribution of CO_2 and O_2 in the gaz phase of aerobic soils. *J. Soil Sc.*, **22** (3): 281-288.

YAMAGUCHI (M. F.), HOWARD (F. D.), HUGHES (D. L.) et FLOCKER (W. T.), 1962. — An improved technique for sampling and analysis of soil atmosphère. *Soil Sc. Soc. Am. Proc.*, **26**: 512-513.

BIBLIOGRAPHIE HORS TEXTE CONSULTÉE

Technique d'analyse :

BELL (R. G.), 1968. — Separation of gases likely to be evolved from flooded soils by gas chromatography. *Soil Sc.*, **105** (2): 78-80.

JENSEN (C. R.), VAN GUNDY (S. D.) et STOLZY (L. H.), 1965. — Recording CO_2 in soil-root systems with a potentiometric membrane electrode. *Soil Sc. Soc. Proc.*, **29**: 631-633.

LEE (J. A.) et WOOLHOUSE (H. W.), 1966. — A re-apraisal of the electrometric method for the determination of the concentration of CO_2 in soil atmospheres. *New Phytol.*, **65**: 325-330.

LENFANT (C.) et AUCUTT (C.), 1966. — Measurement of blood gases by gas chromatography. *Resp. Physiol.*, **1**: 398-407.

FADEEL (A. A.), 1964. — Measurement of the Carbon Dioxide concentration in the intercellular spaces of wheat roots. *Phys. Plant.*, **17**: 1-13.

Diffusion :

BEEK (J.), 1962. — Measurement of gaseous diffusion through porous materials. *I and EC Process Design and Development*, **1** (1): 45-47.

CURRIE (J. A.), 1960. — Gaseous diffusion in porous media. Part 1 : a non-steady state method. Part 2 : wet granular material. Part 3 : dry granular matefial. *Brit. J. Appl. Physics*, **11**: 314-324 ; **12**: 275-281.

MILLINGTON (R. J.), 1959. — Gas diffusion in porous media. *Science*, **130**: 100-102.

MILLINGTON (R. J.) et SHEARER (R. C.), 1971. — Diffusion in agregated porous media. *Soil Sc.*, **3** (6): 372-378.

VAN BAVEL (C. H. M.), 1951. — A soil aeration theory based on diffusion.*Soil Sc.*, **72**: 33-46.

WESSELIND (J.), 1962. — Some solutions of the steady state diffusion of carbon dioxide through soils. *Neth. J. agric. Sc.*, **10** (2): 109-117.